

UNIVERZITA KARLOVA

Přírodovědecká fakulta

Katedra fyzické geografie a geoekologie

Studijní program: Geografie

Studijní obor: Fyzická geografie a geoekologie



Bc. Tomáš Hejda

**FENOLOGIE DŘEVA STROMŮ A KEŘŮ
NA HORNÍ HRANICI LESA
V ZÁVISLOSTI NA MIKROKLIMATICKÝCH PODMÍNKÁCH**

**MICROCLIMATIC INFLUENCES ON WOOD PHENOLOGY
OF TREES AND SHRUBS IN TREELINE ECOTONE**

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. Mgr. Václav Trembl, Ph.D.

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Unhošti, 11. 4. 2019

Podpis

Poděkování patří vedoucímu práce doc. Mgr. Václavu Tremlovi, Ph.D., za pomoc, ochotu, cenné rady, připomínky a poskytnutá data při zpracování předkládané závěrečné práce, Mgr. Janu Tumajerovi, Ph.D. a Mgr. Jakubu Kašparovi, Ph.D. za pomoc při odběru vzorků v terénu a práci v laboratoři a Správě KRNAP za povolení ke vstupu do I. zóny na zájmovou lokalitu. Zároveň děkuji rodině a přátelům za podporu během práce v terénu, laboratoři a zpracování předkládané práce.

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Název práce: Fenologie dřeva stromů a keřů na horní hranici lesa v závislosti na mikroklimatických podmínkách

Cíle práce:

Analyzovat rozdíly mezi keři (borovice kleč) a stromy (smrk ztepilý) na jednom stanovišti na horní hranici lesa, a to rozdíly v:

- teplotních poměrech (půdy, kmene, vzduchu u vzrostného vrcholu);
- prahových hodnotách teplot pro zahájení tvorby dřeva;
- délce trvání, nástupu a konci jednotlivých fenofází dřeva.

Použité pracovní metody, zájmové území, data:

Studované území: Malý Šišák, Krkonoše;

Pracovní metody: odběr vzorků v týdenních intervalech (mikrovývrty, nástroj Trephor), příprava trvalých preparátů a analýza fenofází tvorby dřeva;

Data: analýza mikroklimatických dat (vzduch, kmen, půda), výpočet teplotních hodnot pro počátek fenofází tvorby dřeva, analýza rozdílů ve výše uvedeném mezi klečí a smrkem.

Datum zadání: 25. 10. 2016

Podpis studenta:

Bc. Tomáš Hejda

Podpis vedoucího práce:

doc. Mgr. Václav Tremel, Ph.D.

Podpis vedoucího katedry:

doc. Mgr. Václav Tremel, Ph.D.

ABSTRAKT

Tato práce se zabývá vlivem mikroklimatických podmínek (teplota vzduchu u vzrostných vrcholů, teplota kmene a půdy) na fenologii dřeva stromů (*Picea abies*) a keřů (*Pinus mugo*), rostoucích na stejné lokalitě v ekotonu horní hranice lesa (HHL). Fenologický a mikroklimatický výzkum probíhal v Krkonoších v nadmořské výšce 1 370 m n. m. ve vegetačním období roku 2017, s cílem porovnat průběh tvorby dřeva v závislosti na mikroklimatu, zjistit teplotní prahy růstu dřeva a odlišnosti v morfologii buněk stromů a keřů.

Na základě analýzy mikroklimatu stromů a keřů byly stanoveny jednotlivé proměnné (průměrná, průměrná minimální, průměrná maximální teplota, denní amplituda teplot vzduchu, kmene a půdy) charakterizující vegetační období. V rozmezí dubna až října probíhal v intervalu 6 – 11 dní odběr mikrovývrtů stromů a keřů, které byly následně laboratorně zpracovávány a zkoumány. Byly rozlišovány následující fenofáze vývoje dřeva: kambiální, zvětšující se, lignifikující, dospělé buňky a buňky předchozího letokruhu. Mezi stromy a keři byly následně identifikovány rozdíly v počtu buněk jednotlivých fenofází. Dále byly vypočteny teplotní prahové hodnoty pro jednotlivé fenologické fáze, které byly následně porovnány s prahovými teplotami uváděnými v literatuře.

Výsledky ukazují, že průměrná teplota vzduchu u vzrostného vrcholu a kmene je mírně vyšší u stromů, větší rozdíl byl zaznamenán u teploty půdy z důvodu zástinu půdy korunami keřů. Teplotní maxima u vzrostného vrcholu a kmene keřů jsou vyšší než u stromů, poněvadž keře profitují z radiačního oteplení u aktivního povrchu, naopak teplotní minima u vzrostného vrcholu a kmene keřů jsou nižší z důvodu nočního radiačního ochlazování. Teplotní mikroklima stromů a keřů je však podobné. Prahové hodnoty teploty vzduchu počátku kambiální aktivity byly zjištěny o 2,1 °C vyšší u stromů, naopak prahové teploty půdy vyšší o 0,9 °C u keřů. Prahové hodnoty teploty vzduchu a půdy fenofáze zvětšujících se buněk byla o 3 – 3,5 °C vyšší u keřů. Rozkolísanost prahových hodnot a mikroklima se tedy nezdá být zásadním faktorem pro existenci keřů vysoko nad HHL. Keře během vegetační sezóny vytvořily výrazně méně buněk (až o 25) oproti stromům, které mají navíc větší buňky. Stromy tudíž potřebují více času pro diferenciaci a zrání buněk a jejich vegetační sezóna, období růstu (130 dní), je delší než u keřů (105 dní). Kratší doba pro dokončení dřeva ve vegetační sezóně je pravděpodobně nejvýznamnější faktor zvýhodňující keře oproti stromům, keře tak mohou expandovat do vyšších nadmořských výšek.

Klíčová slova: fenologie, xylogeneze, růst rostlin, horní hranice lesa, *Picea abies*, *Pinus mugo*, Krkonoše

ABSTRACT

This thesis deals with the influence of microclimatic conditions (air temperature near tree/shrub top, temperature of the stem and root zone) on the wood phenology of trees (*Picea abies*) and shrubs (*Pinus mugo*) growing on the same site in the alpine tree line (ATL) ecotone. Phenological and microclimatic research was carried out in the Giant Mountains at 1,370 m a. s. l. in the 2017 vegetation period, with the aim to compare the course of wood formation depending on the microclimate, to determine the temperature thresholds of wood growth and differences in the morphology of trees and shrubs.

Based on the microclimate analysis of trees and shrubs, individual variables were determined (average, average minimum, average maximum, daily amplitude of air, stem and root zone temperatures) characterizing the growing season. The collection of micro-drills of trees and shrubs took place from April to October in an interval of 6 – 11 days, which were subsequently processed and examined in the laboratory. The following phenophases of wood development were distinguished: cambial, enlarging, wall-thickening, mature cells and cells of the previous ring. Subsequently, differences in the number of cells of individual phenophases were identified between trees and shrubs. Furthermore, the temperature thresholds for the individual phenological phases were calculated and compared with the threshold temperatures reported in literature.

The results show a slightly higher average air temperature near the tree top and the stem for trees, a larger difference was shown at the root zone temperature due to the overshadowing of the soil by shrub crowns. Maximum temperatures near the shrub top and stem are higher than for trees because shrubs benefit from radiation warming near the active surface, while minimum temperatures near the shrub tops and stems are lower due to nighttime radiation cooling. However, the thermal microclimate of trees and shrubs is similar. Threshold values of air temperature at the beginning of cambial activity were found to be 2.1 °C higher for trees, while root zone temperature thresholds were 0.9 °C higher for shrubs. Air and root zone temperature thresholds phenophase of enlarging cells were 3-3.5 °C higher for shrubs. Thus, the fluctuation of the thresholds and the microclimate does not seem to be a crucial factor for the existence of shrubs high above the ATL. Shrubs during the growing season created significantly fewer cells (up to 25) compared to trees that have larger cells. Therefore, trees need more time for cell differentiation and maturation and their growing season, the growth period (130 days), is longer than for shrubs (105 days). Probably the most important factor favoring shrubs against trees is a shorter time to finish wood in the growing season, so shrubs can expand to higher altitudes.

Key words: phenology, xylogenesis, plant growth, alpine tree line, *Picea abies*, *Pinus mugo*, the Giant Mts.

OBSAH

SEZNAM OBRÁZKŮ	9
SEZNAM TABULEK	12
SEZNAM PŘÍLOH	13
1. ÚVOD.....	14
2. VZNIK A PRŮBĚH HORNÍCH HRANIC STROMŮ A KEŘŮ	16
2.1. Vznik horní hranice lesa	16
2.2. Klimatická charakteristika horní hranice lesa.....	19
2.2.1. Typy horní hranice lesa.....	19
2.3. Horní hranice keřů	21
2.3.1. Ekoton horní hranice lesa v Krkonoších, horní hranice výskytu keřů.....	24
2.4. Mikroklimatické podmínky stromů a keřů	26
2.5. Přírodní faktory ovlivňující růst dřevin	28
2.5.1. Vliv teplotních poměrů	28
2.5.2. Vliv mrazu	29
2.5.3. Vliv větru	29
2.5.4. Vliv živin	30
2.5.5. Vliv reprodukce	30
2.5.6. Vliv vlhkosti půdy a edafických poměrů	30
2.5.7. Vliv disturbancí a reliéfu	31
2.5.8. Vliv interakce s organismy	31
2.6. Stavba a tvorba dřeva jehličnanů	33
2.7. Tvorba dřeva na horní hranici lesa	35
2.7.1. Vztah fenologických fází a růstu dřevin	35
3. FYZICKO-GEOGRAFICKÁ CHARAKTERISTIKA LOKALITY	37
3.1. Geologie a geomorfologie	37
3.2. Klima	40
3.3. Hydrologie	44
3.4. Půdy	45
3.5. Vegetace.....	47
3.6. Antropogenní ovlivnění Krkonoš	50
4. DATA A METODY	51
4.1. Vymezení území	51

4.2. Mikroklimatické měření.....	52
4.2.1. Měřené charakteristiky	52
4.2.2. Měřicí zařízení	53
4.2.3. Analýza mikroklimatu území.....	53
4.3. Analýza fenologie dřeva	54
4.3.1. Výběr jedinců a odběr vzorků.....	54
4.3.2. Laboratorní příprava vzorků	56
4.3.3. Analýza fenofází dřeva	57
4.3.4. Determinace jednotlivých fenofází tvorby dřeva.....	57
4.3.5. Retrospektivní analýza letokruhů	60
5. VÝSLEDKY.....	61
5.1. Mikroklima lokality	61
5.1.1. Teplota vzduchu.....	61
5.1.2. Teplota kmene.....	64
5.1.3. Teplota půdy	66
5.2. Fenologie dřeva.....	69
5.2.1. Vegetační období 2017	69
5.2.2. Charakteristika studovaných dřevin.....	76
6. DISKUZE	77
6.1. Mikroklimatické rozdíly mezi smrkem a klečí	77
6.2. Prahové teploty pro fenofáze tvorby dřeva stromů a keřů	78
6.3. Fenologie dřeva stromů a keřů.....	80
7. ZÁVĚR.....	83
8. POUŽITÉ ZDROJE.....	85
8.1. Literatura.....	85
8.2. Ostatní, datové a mapové zdroje	95
8.3. Použitý software	95
9. PŘÍLOHY	96

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obr. 1: Schéma vymezení ekotonu HHL (KÖRNER A PAULSEN 2004).....	17
Obr. 2: Ekoton HHL s vymezením dílčích linií	17
Obr. 3: Jednotlivé typy ekotonu HHL ve Vysokých Sudetech	20
Obr. 4: Jednotlivé typy HHL	21
Obr. 5: Autochtonní rozšíření borovice kleče v Evropě s vyznačením polohy Krkonoš	22
Obr. 6: Nárůst plochy stromových porostů pod (šedá) a nad (černá) historickou pozicí hranice stromu v Krkonoších	25
Obr. 7: Lokální faktory ovlivňující HHL ve srovnání s polohou klimatické HHL	32
Obr. 8: Anatomická stavba jehličnatého stromu	33
Obr. 9: Detail jarního a letního dřeva smrku	34
Obr. 10: Vývojové fáze buňky	34
Obr. 11: Pučení a růst prvních jehlic smrku ztepilého a kvetení borovice kleče na výzkumné lokalitě	36
Obr. 12: Geologická mapa Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality	37
Obr. 13: Reliéf Krkonoš (hypsometrická mapa) s vyznačením výzkumné lokality.....	38
Obr. 14: Sklonitostní poměry Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality.....	39
Obr. 15: Teplotní charakteristiky stanice Szrenica za normálové období 1961 – 1990.....	40
Obr. 16: Teplotní anomálie letního a zimního období 1900 – 2010 vzhledem k normálovému období 1961 – 1990 na Sněžce	41
Obr. 17: Srážkové charakteristiky stanice Szrenica za normálové období 1961 – 1990.....	42
Obr. 18: Klimadiagram stanice Szrenica za jednotlivé měsíce	42
Obr. 19: Průměrné rychlosti větru s vyznačením výzkumné lokality	43
Obr. 20: Schéma podélného profilu anemo-orografického systému Vysokých Sudet s vyznačením jeho hlavních částí.....	44
Obr. 21: Půdní typy Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality	46
Obr. 22: Potenciální přirozená vegetace Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality	47
Obr. 23: Poloha HHL a HHK Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality	48
Obr. 24: Krajinný pokryv Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality.....	49
Obr. 25: Poloha výzkumné lokality	51
Obr. 26: Schéma měření teplot vzduchu u vzrostlého vrcholu, kmene a půdy	52
Obr. 27: Použitá záznamová zařízení	53
Obr. 28: Zkoumané dřeviny.....	54
Obr. 29: Použité nástroje k odběru mikrovývrtů	55

Obr. 30: Zkoumaní jedinci smrku a kleče na výzkumné lokalitě	55
Obr. 31: Postup přípravy mikrovzorků v laboratoři	56
Obr. 32: Trvalý preparát smrku (I) a kleče (II)	57
Obr. 33: Příčný řez letokruhem smrku ztepilého znázorňující fenologické fáze	58
Obr. 34: Příčný řez letokruhem smrku (I) a kleče (II) z jednoho odběru (9. 10. 2017)	58
Obr. 35: Vývrty smrku a kleče připravené k analýze letokruhů	60
Obr. 36: Schéma šablony k dopočtení chybějících letokruhů	60
Obr. 37: Denní chod minimálních a maximálních teplot vzduchu u vzrostných vrcholů smrku v roce 2017	61
Obr. 38: Denní chod <i>minimálních (A)</i> , <i>maximálních (B)</i> a <i>průměrných (C)</i> teplot vzduchu ve vegetačním období 2017	62
Obr. 39: Srovnání denních maximálních (MAX) a minimálních (MIN) teplot vzduchu ve vegetačním období 2017	63
Obr. 40: Srovnání denních amplitud teplot vzduchu ve vegetačním období 2017	63
Obr. 41: Denní chod <i>minimálních (A)</i> , <i>maximálních (B)</i> a <i>průměrných (C)</i> teplot kmene ve vegetačním období 2017	64
Obr. 42: Srovnání denních maximálních (MAX) a minimálních (MIN) teplot kmene ve vegetačním období 2017	65
Obr. 43: Srovnání denních amplitud teplot kmene ve vegetačním období 2017	65
Obr. 44: Denní chod <i>minimálních (A)</i> , <i>maximálních (B)</i> a <i>průměrných (C)</i> teplot půdy ve vegetačním období 2017	66
Obr. 45: Srovnání denních maximálních (MAX) a minimálních (MIN) teplot půdy ve vegetačním období 2017	67
Obr. 46: Srovnání denních amplitud teplot půdy ve vegetačním období 2017	68
Obr. 47: Počet buněk v jednotlivých fázích buněčné diference: (A) <i>kambialní buňky</i> ; (B) <i>zvětšující se buňky</i> ; (C) <i>lignifikující buňky</i> ; (D) <i>dospělé buňky</i> . Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč	70
Obr. 48: Načasování fenologických fází ve vegetačním období 2017, hnědě je znázorněn smrk, zeleně kleč.	70
Obr. 49: Počet kambialních buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč	71
Obr. 50: Počet zvětšujících se buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč	71

Obr. 51: Počet lignifikujících buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč.....	71
Obr. 52: Počet dospělých buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč.....	71
Obr. 53: Celkový průměrný počet všech buněk ve vegetačním období 2017. Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč	72
Obr. 54: Průměrný počet denně vytvořených buněk za období od předchozího odběru (zahrnující všechny typy buněk). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč	73
Obr. 55: Průměrné denní teploty 3 dny před zahájením počátku kambiální aktivity (1); zvětšování buněk (2); lignifikujících buněk (3); dospělých buněk (4). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč.....	74
Obr. 56: Průměrné denní teploty 6 dní před zahájením počátku kambiální aktivity (1); zvětšování buněk (2); lignifikujících buněk (3); dospělých buněk (4). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč.....	75
Obr. 57: Detail vývrtu kleče a smrku na zájmové lokalitě s vyznačením oblasti zkoumaných buněk (červený rámeček).....	76

SEZNAM TABULEK

Tab. 1: Definiční výška stromu podle různých autorů	18
Tab. 2: Faktory ovlivňující polohu HHL	18
Tab. 3: Poloha HHL a HHK ve vybraných pohořích Evropy	23
Tab. 4: Délka trvání vegetační sezóny stromů a keřů.....	27
Tab. 5: Klimatické charakteristiky kategorie CH4 podle Quitta	40
Tab. 6: Teplotní gradient profilu Vysoké nad Jizerou – Szrenica za období 1961 – 1990	41
Tab. 7: Srážkový gradient profilu podhůří – údolí – vrcholové polohy 1961 – 1990	43
Tab. 8: Charakteristiky výzkumné lokality	51
Tab. 9: Vzestupná (vlevo) a sestupná (vpravo) alkoholová řada	56
Tab. 10: Teplotní charakteristiky teploty vzduchu ve vegetačním období 2017–smrk, kleč...	62
Tab. 11: Teplotní charakteristiky teploty kmene ve vegetačním období 2017–smrk, kleč.....	64
Tab. 12: Teplotní charakteristiky teploty půdy ve vegetačním období 2017–smrk, kleč	67
Tab. 13: Teplotní charakteristiky smrku a kleče za období 20. 5. – 26. 10. 2017.....	68
Tab. 14: Teplotní charakteristika průběhu xylogeneze ve vegetačním období 2017–smrk	73
Tab. 15: Teplotní charakteristika průběhu xylogeneze ve vegetačním období 2017–kleč	74
Tab. 16: Prahové hodnoty vzduchu a půdy při zahájení růstu dřevin	75
Tab. 17: Charakteristiky zkoumaných jedinců smrku	76
Tab. 18: Charakteristiky zkoumaných keřů kleče	76
Tab. 19: Kambiální aktivita pozorovaná různými autory	80

SEZNAM PŘÍLOH

Příloha 1: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 1	96
Příloha 2: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 2	96
Příloha 3: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 3	97
Příloha 4: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 4	97
Příloha 5: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 5	98
Příloha 6: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 6	98
Příloha 7: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 1.....	99
Příloha 8: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 2.....	99
Příloha 9: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 3.....	100
Příloha 10: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 4	100
Příloha 11: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 5	101
Příloha 12: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 6	101
Příloha 13: Teplotní charakteristiky meteorologické stanice Pec pod Sněžkou.....	103
Příloha 14: Měření mocnosti sněhové pokrývky v roce 2017 (I), 2018 (II) a 2019 (III)	104

1. ÚVOD

Horní hranice lesa (dále jen HHL), zvaná též jako alpinská hranice lesa, je významný fenomén oddělující horské montánní lesy a subalpínské až alpinské hole (JENÍK 1961) a je výrazným biogeografickým rozhraním v horském reliéfu. Tato přirozená, i člověkem pozměněná hranice vymezuje shora pásmo montánních lesů a zdola primární bezlesí všude tam, kde již pro les nejsou vhodné klimatické, orografické, geografické, morfologické a edafické podmínky (JENÍK 1961, HOLTMEIER 2003, 2009, KÖRNER 2012).

Příčin vzniku HHL je několik. Je to komplexní působení abiotických a biotických sil. Avšak primární faktor vzniku je úzce klimaticky podmíněn (KÖRNER 2012). Kriticky nízké průměrné teploty ve vegetačním období znemožňují zabudování asimilátů do pletiv a buněčných struktur, tj. limitují růst a tím i vznik stromové formy dřevin, jak uvádí KÖRNER A PAULSEN (2004).

Keře na rozdíl od stromů rostoucích na HHL lépe snášejí drsné klimatické podmínky, jsou schopny přežívat a expandovat vysoko nad HHL a profitovat tak ze svého nízkého vzrůstu KÖRNER (2012). Porovnání jejich klimatických nároků a růstových charakteristik se stromy může přinést nové teoretické poznatky vedoucí k vysvětlení mechanismů vzniku HHL.

Rozdíl v růstové formě dřevin (stromy/keře) ovlivňuje jejich mikroklima a zároveň mikroklima může ovlivňovat růst a mohou tak odlišně reagovat na stejné klimatické podmínky (PELLIZARI A KOL. 2017). Stromy jsou svým vzrůstem a výškou vázány na teplotu vzduchu při vzrostném vrcholu, zatímco růst keřů je závislý především na teplotě půdy (KÖRNER 2012). Výzkum PELLIZARI A KOL. (2017) ukázal, že stromy a keře reagují odlišně na stejné klimatické podmínky v prostoru a čase. Keře v posledních desetiletích lépe prosperují v měnící se Arktidě, stromy naopak v ekotonu HHL (PELLIZARI A KOL. 2017).

Dřeviny jsou vysoce citlivé na měnící se environmentální podmínky (DESLAURIERS A KOL. 2008). V souvislosti s probíhající změnou klimatu je téma HHL a její expanze stále více diskutována (MOSER A KOL. 2009, TREML A KOL. 2012, PONOCNÁ A KOL. 2016, HOLTMEIER A BROLL 2017). Změna polohy HHL je jeden z nejviditelnějších projevů probíhající klimatické změny (WALTHER A KOL. 2002). Změna klimatu může do jisté míry ovlivnit fenologické fáze, které odrážejí měnící se klimatické podmínky (BAUER 2006). Hlavním negativním jevem je snižování biodiverzity rostoucí fragmentací alpinských ekosystémů a lokálním zánikem jejich habitatu (GRACE A KOL. 2002, ŠTURSA A WILD 2014, HOLTMEIER A BROLL 2017).

Předkládaná diplomová práce se primárně zabývá vlivem teplotních podmínek na fenologii dřeva a rozdíly mikroklimatu mezi růstovou formou stromu (*Picea abies*) a keře, reprezentovanou borovicí klečí (*Pinus mugo*), rostoucími na stejné lokalitě horní hranice lesa v Krkonoších. Tvorba dřeva je sledována prostřednictvím jeho fenologických fází.

Hlavním cílem práce je porovnat teploty vzduchu u vzrostného vrcholu, kmene a teploty půdy v kořenové zóně mezi stromy a keři a zjistit vliv těchto mikroklimatických faktorů na tvorbu dřeva. Mezi další cíle patří zjištění délky jednotlivých fenologických fází tvorby dřeva. Dílčími cíli je tedy: (a) porovnat teplotní poměry keřů a stromů rostoucích na stejném stanovišti; (b) porovnat průběh tvorby dřeva smrku ztepilého a borovice kleče; (c) zjistit rozdíly v intenzitě tvorby dřeva v závislosti na teplotních poměrech stanoviště; (d) určit prahové hodnoty teplot (vzduchu, kmene, půdy), které ovlivňují tvorbu dřeva; (e) zjistit průběh a dobu trvání hlavních fází tvorby dřeva ve vegetačním období.

Předpokládaná hypotéza práce vychází z předpokladu zvýhodnění keřů před stromy na HHL protože: (a) keře profitují nízkým vzrůstem a využívají příhodnější mikroklima u zemského povrchu, tj. mikroklimatické podmínky keřů jsou příznivější než mikroklima stromů; (b) rozdíl v prahových hodnotách zahájení jednotlivých fází xylogeneze a s tím spojená délka vegetačního období, očekávám nižší prahové hodnoty teplot pro zahájení růstu u keřů (LI A KOL. 2016); (c) vzhledem k předpokládanému menšímu množství buněk keřů z důvodu jejich užších letokruhů, očekávám kratší dobu tvorby dřeva u keřů než u stromů.

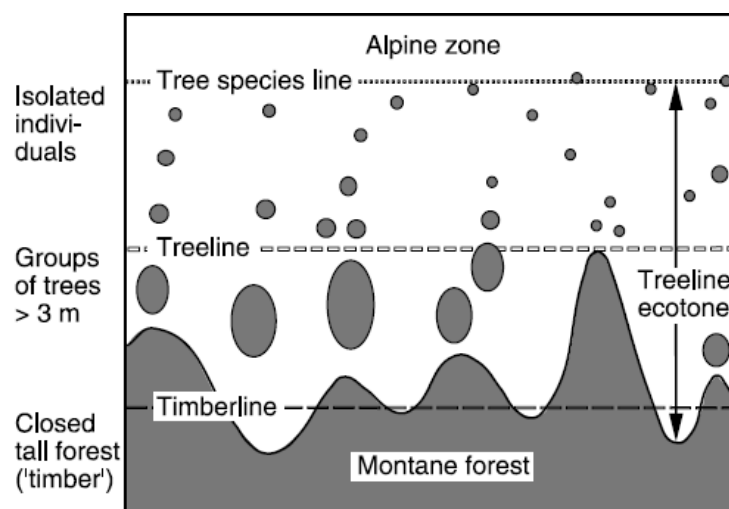
2. VZNIK A PRŮBĚH HORNÍCH HRANIC STROMŮ A KEŘŮ

2.1. Vznik horní hranice lesa

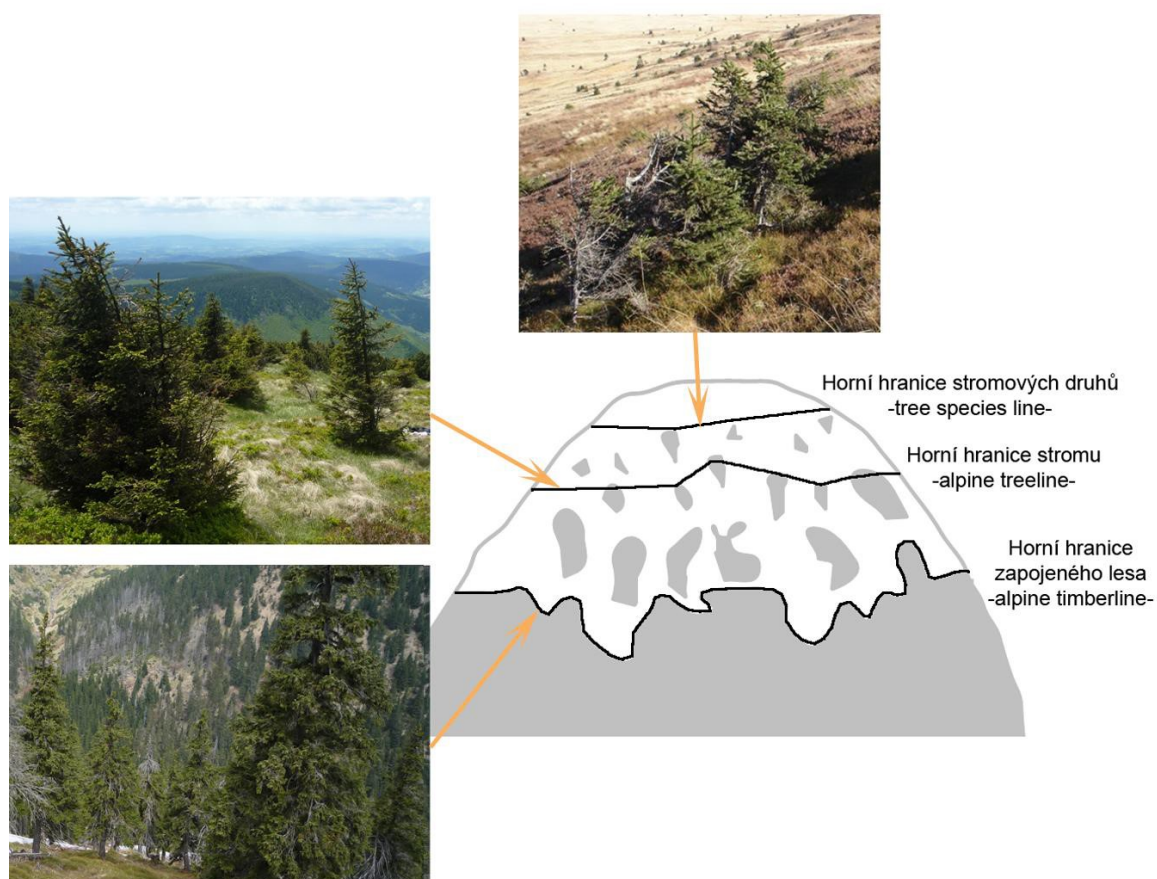
Pod pojmem horní hranice lesa se rozumí různě široký přechodový polygon, který ve vertikálním směru může mít několik metrů až desítek metrů, výjimečně i prvních stovek metrů (KÖRNER 1998, HILLER A MÜTERHIES 2005). Je to dynamicky se vyvíjející ekoton mezi horní hranicí zapojeného lesa a horní hranicí stromu. Současné i minulé oscilace HHL jsou dány přírodními podmínkami (klimatem, disturbancemi) a antropogenním přímým i nepřímým tlakem. Ekoton je podmíněn ústupem stromové formy dřevin s rostoucí nadmořskou výškou a poklesem teplot vzduchu a půdy podle vertikálního teplotního gradientu (KÖRNER 1998). Vznik HHL není závislý jen na vertikálním teplotním gradientu, ale na komplexním pojetí environmentálního gradientu, kdy s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou se mění rychlost větru, délka trvání sněhové pokrývky, půdní vlhkost a množství živin HOLTMEIER (2003, 2009).

Nad touto přechodovou zónou již nedochází k růstu dřeva stromů a schopnosti existence lesa, způsobeného jejich neschopností zabudovat asimiláty do pletiv, zejména xylému, z důvodu teplotního stresu (KÖRNER 1998, 1999). Tuto teorii dokazují vysoké koncentrace nestrukturních cukrů v dřevinách na HHL (HOCH A KÖRNER 2012); vyšší prahové teploty vzduchu vymezující zahájení růstu, oproti prahovým teplotám pro fotosyntézu (ROSSI A KOL. 2008); a přímá vazba teploty pletiv se syntézou buněčných stěn při dostatečném množství nestrukturních cukrů (SIMARD A KOL. 2013, TREML 2016A). Jiná teorie vysvětluje omezený růst stromů na HHL nízkou intenzitou fotosyntézy či zhoršenou dostupnost dusíku z půdy (SULLIVAN A KOL. 2015).

V souvislosti s HHL KÖRNER A PAULSEN (2004) zavedli pojmy: (a) *timberline*, reprezentující nejvýše položenou hranici zapojeného lesa; (b) *treeline* pro nejvýše položenou hranici skupinek stromů > 3 m; (c) *tree species line* pro nejzazší výskyt stromových solitérů, jak dokládá obr. 1 a 2.



Obr. 1: Schéma vymezení ekotonu HHL (KÖRNER A PAULSEN 2004)



Obr. 2: Ekoton HHL s vymezením dílčích linií (TREML 2016A, UPRAVENO PODLE KÖRNER 2007)

Mnoho autorů interpretuje HHL různě. Mezi nejvíce diskutabilní kritérium pro určení HHL je vymezení pojmu strom. Definice stromu se různí především v závislosti na jeho výšce, jak je uvedeno v tab. 1.

autor	výška dřeviny [m]
Fekette a Blatny (1914)*	8
Sokolowski (1928)*	8
Vincent (1933)*	8
Tolan (1937)*	> člověk
Rubner (1953)*	6 - 8
Somora (1958)*	8
Jeník (1961)	5
Jeník a Lokvenc (1962)	5
Ellenberg (1963)*	2
Holtmeier (1965)	> výška sněhové pokrývky
Ablová (1970)	5
Plesník (1971)	8
Zientarski (1993)	8
Körner (1999)	3
Paulsen a kol. (2000)	3
Treml a Banaš (2003)	5

Tab. 1: Definiční výška stromu podle různých autorů (údaje s * dle JENÍK A LOKVENC 1962)

Jako nejméně vhodný přístup k vymezení HHL v Krkonoších se jeví teze TOLAN (1937), ELLENBERG (1963), KÖRNER (1999) a PAULSEN A KOL. (2000). Jimi definovaná výška stromu ve zdejších podmínkách ve sněhově bohatších zimách jen stěží přesahuje výšku sněhové pokrývky. Rovněž kritérium HOLTMEIER (1965) je velmi variabilní a proměnné v průběhu času. Pro vymezení HHL v Krkonoších se jeví jako nejvhodnější definice JENÍK (1961), JENÍK A LOKVENC (1962), ABLOVÁ (1970) a TREML A BANAŠ (2000). Vzrostlý vrchol stromu leží při této výšce již dostatečně vysoko nad sněhovou pokrývkou i při abnormálně sněhově bohatých zimách a zároveň se nenachází v přízemní vrstvě vzduchu.

Současná poloha HHL je výsledkem komplexního mnohasetletého působení abiotických a biotických sil, uvedených v tab. 2, a změna její polohy je procesem trvajícím řádově desetiletí (TREML 2003, HARSCH A KOL. 2009).

Klima	teplota, srážky, sluneční záření, délka vegetační sezóny, sněhová pokrývka
Topografie	sklonitost, expozice, charakter terénu
Půda	fyzikální, chemické a biologické vlastnosti, teplota, vlhkost, hloubka, množství živin
Stromové druhy	ekologická valence, ekologická nika, sukcese, způsob rozmnožování a šíření semen
Současné biotické ovlivnění	pastva, okus zvířít, sešlap, hmyzí škůdci, plísňe
Současné antropogenní ovlivnění	pastva, turismus, land use, požáry
Historický aspekt místa	historická změna klimatu, přímé i nepřímé antropogenní ovlivnění, hmyzí kalamity, požáry

Tab. 2: Faktory ovlivňující polohu HHL podle HOLTMAIER (2003), UPRAVENO

2.2. Klimatická charakteristika horní hranice lesa

Ve středohorách mají významný vliv na polohu HHL orograficky modifikované gradienty teplot povrchu vegetace ve vrcholových částech pohoří (AULITZKY 1967, IRL A KOL. 2015 IN TREML 2016A).

Jak uvádí TREML A KOL. (2015) k zahájení růstu je třeba zahřátí podzemních i nadzemních částí stromu. Silné promrzání půdy nebo abnormálně mocná a dlouho do jara trvající sněhová pokrývka způsobuje opožděné zahájení tvorby dřeva a působí jako jeden z limitujících faktorů pro dřeviny na HHL, zvláště pak v pohořích, kde je HHL situovaná v blízkosti vrcholových konvexních partií (KAŠPAR A TREML 2016, TREML A KOL. 2015).

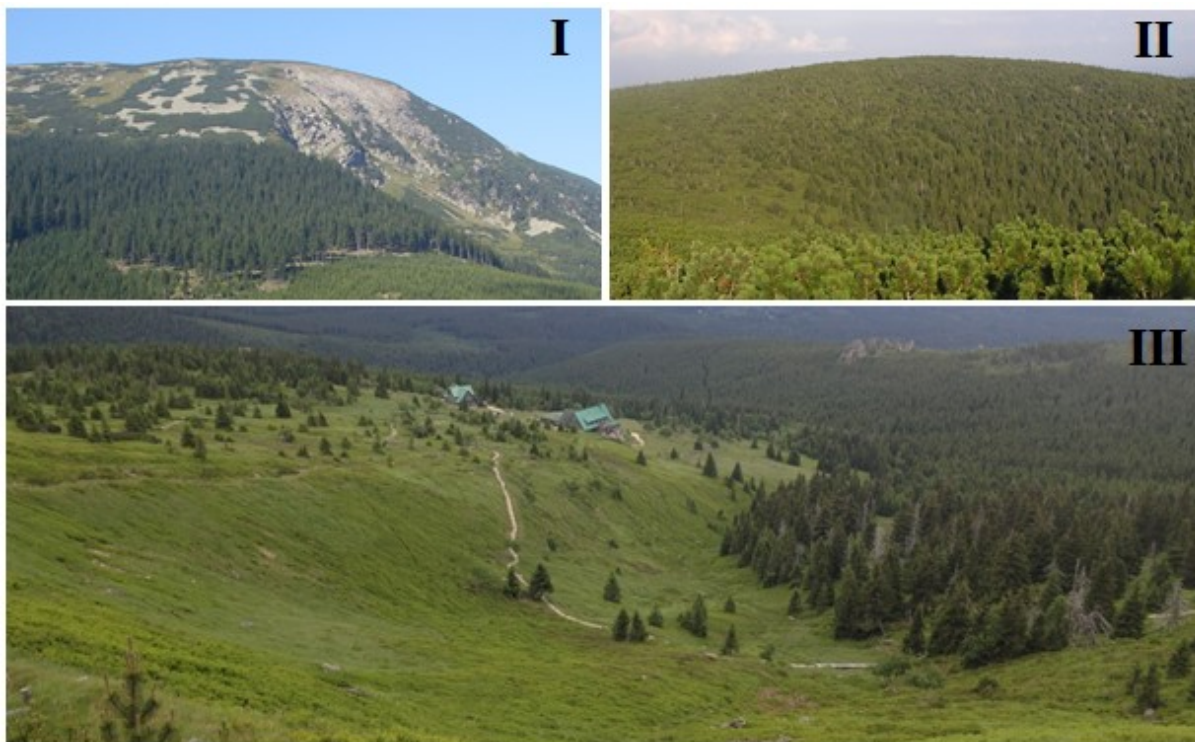
Expozice svahu nemá podle TREML A BANAŠ (2008) a TREML A KOL. (2012) vliv na teplotu kořenové zóny a teplotu u vzrostných vrcholů stromu prostřednictvím slunečního záření a klimatický signál je minimální.

U pohoří, kde je HHL situována blízko vrcholových oblastí hraje kromě teplotního stresu významnou roli ztráta nadzemní biomasy vlivem větru (vrcholový efekt) a námraz (KULLMAN 2005). V takovýchto pohořích leží HHL zpravidla níže, než by podle teplotního gradientu a prahových hodnot měla. Výzkum KAŠPAR A TREML (2016) tuto hypotézu potvrdil v několika středoevropských pohořích severně od Alp, kdy zejména v Harzu, Velké Fatře a také v Hrubém Jeseníku a Kralickém Sněžníku je HHL situována pod průměrnou izotermou odpovídající hranici stromu.

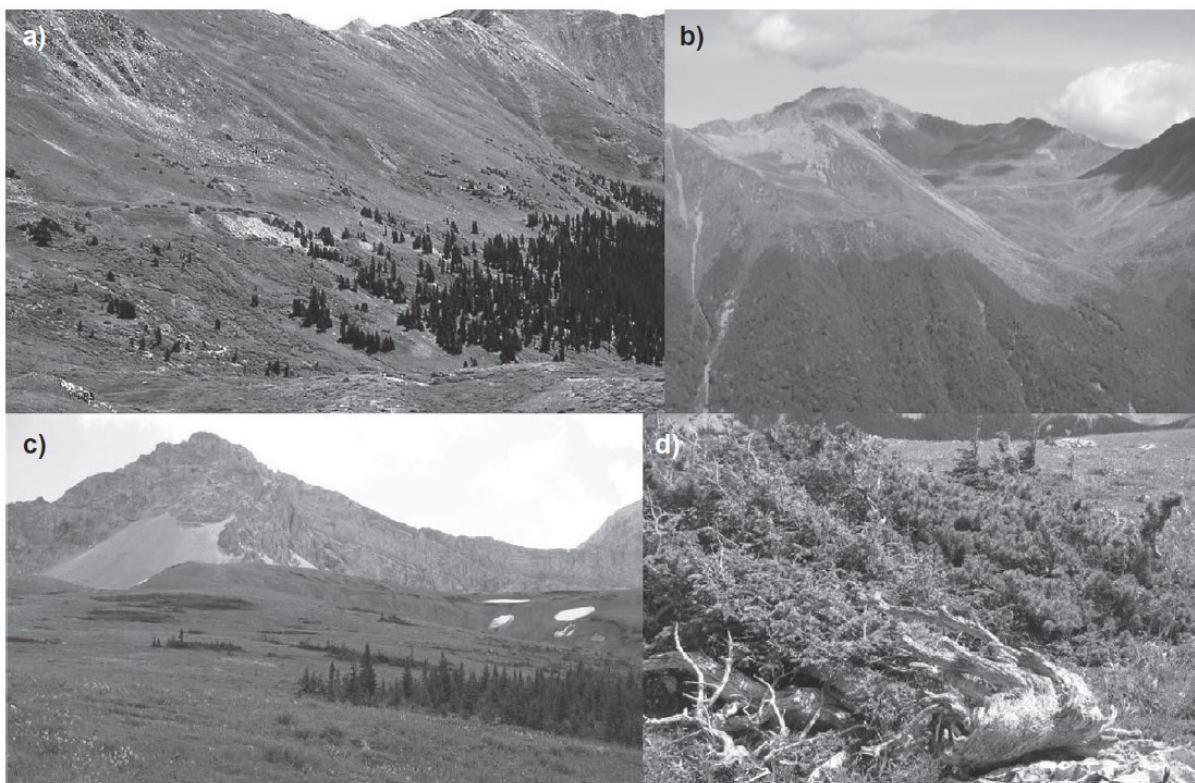
2.2.1. Typy horní hranice lesa

Existuje mnoho typologií HHL, avšak jako nejpráhodnější se zdá dělení podle HARSCH A BADER (2011) na základě převládajícího limitujícího mechanismu na: (a) *difúzní* (rozptýlená, postupná), kdy výška stromů se vzrůstající nadmořskou výškou pomalu klesá, dochází k rozvolňování zápoje a klesá šířka kmene způsobená vlivem teplotního limitu na růst; (b) *ostrou*, kde hlavní mechanismus tvoří disturbance a velká úmrtnost semenáčků z důvodu silného větru, mrazu nebo sucha; většinou je tvořena listnatými stromy a významný faktor je facilitace; (c) *ostrovní*, kde hlavní roli sehrává vítr a abrazní působení vedoucí až ke ztrátě biomasy, výraznou roli sehrává reliéf a závětrí, kdy skupinky stromů mohou růst vysoko nad HHL; (d) *klečová*, kde panuje koexistence vmíšených stromů do klečových porostů, vítr a kompetice představují hlavní limitní faktor růstu, někdy je označován jako krummholz.

JENÍK (1961) vymezil pět typů HHL na základě charakteru reliéfu a ekotonu HHL ve Vysokých Sudetech na: (a) *difúzní*; (b) *ostrý*, kdy hranice je velmi náhlá, např. na lavinových drahách; (c) *ostrůvkovitý*, kde lze sledovat roztroušené shluky skupinek jedinců; (d) *parkový* nebo *klečový*, kde stromy postupně rozvolňují porost a vklínějí se do klečových porostů; (e) *antropogenní*, kdy člověk úmyslně snížil HHL, těžbou pro potřeby pastvy či dřeva jako suroviny. Jednotlivé typy HHL znázorňuje obr. 3, 4.



Obr. 3: Jednotlivé typy ekotonu HHL ve Vysokých Sudetech: (I) *Ostrý* typ – kombinace klimatických (teplota a vítr), morfologických a edafických podmínek spolu se svahovými disturbancemi (na lavinové dráze Velká Studniční jáma) a plazením sněhu způsobily ostrou přechodovou zónu mezi montánním lesem a alpinskou zónou. Lokalita: jižní a jihovýchodní úbočí Studniční hory (1 554 m n. m.), Krkonoše; (II) – *parkový* a *difúzní* typ. Pozvolný reliéf bez rychlých svahových pohybů dal vzniknout pomalu se zmenšujícím stromům se vzrůstající nadmořskou výškou, rozvolněním zápoje do souvislých klečových porostů. Lokalita: Svorová hora (1 411 m n. m.), Krkonoše; (III) v levé části *ostrůvkovitý*, v pravé části *difúzní* typ. Uprostřed vpředu ostrý typ způsobený přirozenými svahovými pochody na lavinové dráze. Uprostřed vzadu ostrý *antropogenní* typ, kdy HHL byla uměle snížena pro potřeby budního hospodaření. Lokalita: Ľabský kocił pod Violíkem (1 100 – 1 300 m n. m.), Krkonoše. (FOTO: AUTOR)



Obr. 4: Jednotlivé typy HHL, difúzní (a); ostrá (b); ostrovní (c); klečová (d), (HARSCH A BADER 2011)

2.3. Horní hranice keřů

Stromy a keře se významně liší ve své konstituci a růstu. Stromy jsou vysoké trvalé dřeviny s jedním hlavním kmenem, zatímco keře jsou dřevnaté rostliny bez hlavního kmene, větvičí se nízko nad zemí a tím se zásadně odlišují od stromů (KÖRNER 2012, GÖTMARK A KOL. 2016).

Dělení rostlin podle jejich charakteristického přizpůsobení se ekologickým podmínkám definoval Raunkiaer – růstové formy rostlin (MORAVEC A KOL. 2004). Růstové formy rostlin jsou rozděleny do 7 kategorií, především podle umístění svých obnovovacích pupenů na: (a) fanerofyty, kam patří stromy (makrofanerofyty) a keře (nanofanerofyty); (b) chamaefyty, kam patří rostliny nebo velmi nízké dřeviny (brusnice); (c) hemikryptofyty; (d) geofyty; (e) hydrofyty; (f) epifyty; (g) terofyty (MORAVEC A KOL. 2004).

Rietz vytvořil klasifikaci suchozemských rostlin podle jejich morfologické konstituce na: (a) dřeviny, kam patří stromy, keře, trpasličí keře, dřevnaté polštářovité rostliny a dřevnaté liány; (b) polodřeviny; (c) bylinné rostliny (MORAVEC A KOL. 2004). Keře jsou rozděleny podle výšky na: (a) chtonofytické > 8 m; (b) epifytoidické $2 - 8$ m; (c) parazitické $0,8 - 2$ m; a trpasličí keře $< 0,8$ m (MORAVEC A KOL. 2004).

MYERS-SMITH A KOL. (2015) poukazuje na specifické růstové formy v chladných podmínkách, stolovou formu keřů, podlouhlý tvar v podélné ose růstu s kmeny a větvemi přímo na zemi.

Ve většině pohoří střední a jižní Evropy navazují na HHL porosty kleče (JENÍK 1961). Borovice kleč (*Pinus mugo*) se vyskytuje na lokalitách, kde ostatní dřeviny již nemají šanci jí růstově konkurovat (KÖRNER 2012). V evropských pohořích kleč roste i 200 – 400 m nad HHL, jak uvádí např. DULLINGER A KOL. (2005). BÜNTGEN A KOL. (2007) poukazuje na častější výskyt kleče na západně orientovaných svazích, které jsou ve střední Evropě návětrné a mají dostatek slunečního záření, což spolu s menší mocností sněhové pokrývky umocňuje její dřívější ablaci vytváří vhodné podmínky pro růst. Jediným limitujícím faktorem výskytu kleče je dostupnost světla, kdy po zástinu již ztrácí svoji vitalitu (MUSIL 2003). Široká ekologická amplituda k stanovištním podmínkám i vysoká odolnost vůči klimatickým, hydrickým, edafickým, geologickým podmínkám umožňuje kleči odrůstat na nejrůznějších stanovištích a lokalitách (ÚRADNÍČEK A KOL. 2001), jak dokládá obr. 5. Minimální stanovištní nároky a odolnost vůči imisně-ekologickým vlivům vedly v minulosti k vysazování kleče při zalesňování imisních či primárních holin exponovaných stanovišť (KÖRNER 2012, ŠTURSA A WILD 2014).



Obr. 5: Autochtonní rozšíření borovice kleče v Evropě s vyznačením polohy Krkonoš (ÚRADNÍČEK A KOL. 2001), UPRAVENO

Nejzazší výšková hranice souvislých porostů keřů (obdoba horní hranice zapojeného lesa – timberline) je v této práci pojmenována jako horní hranice keřů, dále jen HHK. Ta je tvořena výhradně klečí, případně jalovcem (JENÍK 1961). Poloha HHK byla zjišťována především podle leteckých snímků a ortofoto map a v tab. 3 je uvedena pouze její horní mez. V některých pohořích je kleč nepůvodní a byla zde uměle vysazena, jinde byla HHK antropogenně zvýšena jako protierozní a protilavinová zábrana (např. JENÍK 1961, HOŠEK A KOL. 2007). Jsou však i případy, kdy byla HHK působením člověka pro potřebu pastvy

výrazně snížena, např. na Malé Fatře (JENÍK 1961). Tab. 3 obsahuje i polohu nejvýše položeného stromu v pohoří. Tato informace může být diskutabilní, jelikož podle výše uvedených autorů by nejvýše položení jedinci smrku neodpovídali kritériím stromu, zde jsou však uvedeny jako stromy.

pohoří	nejvyšší hora (m n. m.)	HHL (m n. m.)	nejvýše položené stromy (m n. m.)	HHK (m n. m.)	nejvýše položené keře (m n. m.)	poznámka
Krkonoše	Sněžka (1 603)	1 250 - 1 350 ¹	1 520	do 1 510	1 565	
Hrubý Jeseník	Praděd (1 491)	1 300 - 1 350 ²	1 480	-	1 485	kleč je uměle vysazena
Králický Sněžník	Králický Sněžník (1 423)	1 300 - 1 340 ²	1 400	-	1 410	kleč je uměle vysazena
Šumava	Großer Arber (1 456)	1 380 - 1 420 ³	1 440	-	1 450	jen několik jedinců kleče
Malá Fatra	Velký Kriváň (1 709)	1 300 - 1 400 ³	1 660	do 1 650	1 700	
Velká Fatra	Ostredok (1 596)	1 250 - 1 400 ³	1 585	do 1 450	1 570	uměle zvýšena výsadbou
Nízké Tatry	Ďumbier (2 046)	1 400 - 1 500 ³	1 820	do 1 840	1 970	
Vysoké Tatry	Gerlachovský štít (2 655)	1 550 - 1 650 ⁴	1 800	do 1 900	2 100	
Alpy (SV, Rakousko)	Mount Blanc (4 810)	1 650 - 1 750 ⁵	-	do 1 900	-	

Tab. 3: Poloha HHL a HHK ve vybraných pohořích Evropy

Nejvýše položené stromy (nemusejí odpovídat definici stromu svoji výškou) a keře se obvykle nacházejí na úbočí nebo na vrcholových partiích nejvyššího vrcholu (Krkonoše, Hrubý Jeseník, Králický Sněžník, Šumava, Malá a Velká Fatra) a zároveň v těchto pohořích dosahují do téměř maximální nadmořské výšky pohoří. Stromy se obvykle vyskytují ve skupinkách či izolovaně jako solitéry v chráněných elevacích či v porostech kleče. Ve všech pohořích vyjma Velké Fatry se nacházejí keře výše než stromy. Rozdíl mezi nejvýše položeným stromem a keřem je v rozmezí 10 m (Šumava) – 300 m (Vysoké Tatry). Nejnižší rozdíl je dosažen v Hrubém Jeseníku (na vrcholu Pradědu), 5 m, ale zde je kleč alochtonní a uměle vysazená (HOŠEK A KOL. 2007).

GÖTMARK A KOL. (2016) definoval čtyři hypotézy potenciálních výhod keřů oproti stromům: (a) více větví keřů dává předpoklad k rychlejšímu růstu oproti malým stromům, kdy keře mají větší fotosyntetickou plochu pro zabudování uhlíku, mají větší plochu kambia, což je předpoklad k rychlejšímu růstu; (b) fenologické fáze u keřů jsou rychlejší oproti stromům, kdy dochází k dřívějšímu dozrávání semen a tím mohou přežít v extrémnějších podmínkách než stromy; (c) poškození hlavního kmene stromu může vést k úmrtí jedince, keře mají mnoho kmínků a proto disturbance jednoho kmene nemá zásadní vliv; (d) nízký vzrůst jako ochrana keřů před disturbancemi, větrným obrušem atd.

¹ Treml (2003)

² Treml a Banaš (2000)

³ Jeník (1961)

⁴ Solár a Janiga (2013)

⁵ Dullinger a kol. (2003)

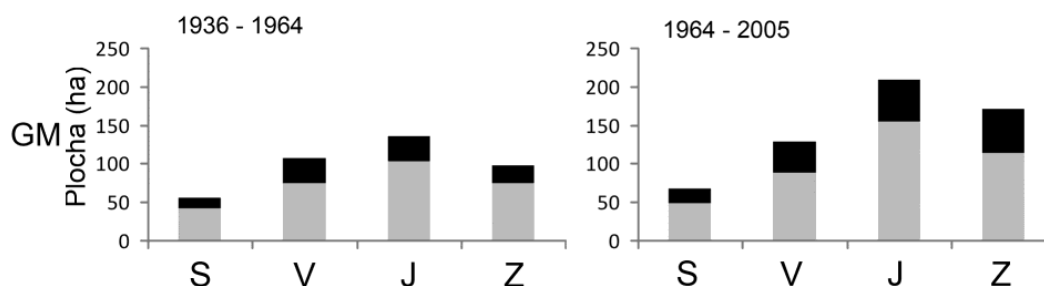
Křovinné porosty mohou ovlivňovat mikroklima, především teplotu půdy, kdy keře v zimním období zachytávají až 30 % sněhu a izolace tím zvyšuje teplotu půdy; STURM A KOL. (2001) používá termín „snow-shrub“ sněhový keř. Zároveň keře vlivem zástinu větví snižují teplotu půdy v letním období (MARSCH A KOL. 2010), podle MYERS-SMITH A HIK (2013) až o 1,6 °C. Tato hypotéza předpokládá ovlivnění albeda, energetické a vodní rovnováhy (MYERS-SMITH A HIK 2013). MYERS-SMITH A HIK (2013) poukazuje, že expanze keřů vytvoří pozitivní zpětnou vazbu díky zachycení sněhu a teplejšímu mikroklimatu a zvýšenému cyklu živin, které podpoří další růst keřů (MYERS-SMITH A HIK 2013).

2.3.1. Ekoton horní hranice lesa v Krkonoších, horní hranice výskytu keřů

Krkonoše představují v rámci hercynských pohoří střední Evropy nejrozsáhlejší plochu alpského bezlesí (JENÍK 1961, ŠTURSA A WILD 2014). HHL v Krkonoších probíhá v blízkosti vrcholových oblastí (JENÍK 1961). Alpská oblast má charakter izolovaných ostrovů, které mají ve středoevropském prostoru zásadní vliv na biodiverzitu a výskyt reliktních a endemických taxonů (JENÍK 1961, ŠTURSA A WILD 2014, BÍLÁ A KOL. 2013).

Na české straně dosahuje plocha primárního bezlesí 37 km², na polské 15 km². Průměrná výška HHL je 1 230 m n. m., přičemž maxima na české straně dosahuje na JZ svahu Sněžky do výšky 1 340 m n. m., na polské 1 390 m n. m. na S svahu Malého Šišáku, minima v současnosti dosahuje na nejzazších dojezdech lavinových drah v Malé Studniční jámě a v Kotelních jamách ve výšce 960 m n. m (TREML 2003). Nejvýše se vyskytující jedinec smrku se nachází na J svahu Luční hory ve výšce 1 520 m n. m. Výrazný vliv má v Krkonoších anemo-orografický (A-O) systém, kde v závětrných turbulentních prostorech je lavinami HHL snížena až o 300 m oproti průměru (JENÍK 1961). Zde je poloha HHL dynamická a dochází k její pravidelné oscilaci (TREML A BANAŠ 2000).

Nezanedbatelný vliv má silné větrné proudění ovlivňující mikroklima dřevin a deformace způsobené větrnou abrazí, edafické podmínky, vrcholový a údolní efekt (TREML 2000). Podle TREMLA (2003) došlo mezi léty 1964 – 2001 na několika lokalitách k silnému vzestupu HHL, až o 100 m. Průměrný roční výškový posun HHL činí 0,43 m (TREML A CHUMAN 2015). Výzkum TREML (2007) a TREML A CHUMAN (2015) poukázal, že větší vliv na prostorovou variabilitu v zahušťování a vzestup ekotonu HHL v Krkonoších má změna využití půdy, především konec hospodaření (pastva a travení) než vzestup teplot. Pro Krkonoše typické rozsáhlé klečové porosty bránily společně s konvexností reliéfu ve větší expanzi HHL, jaká by se dala očekávat na základně teplotních trendů (TREML 2004). Došlo však k silnému zahuštění porostů na spodní hranici ekotonu HHL, jak dokládá obr. 6.



Obr. 6: Nárůst plochy stromových porostů pod (šedá) a nad (černá) historickou pozicí hranice stromu v Krkonoších (převzato od TREML 2004, UPRAVENO)

V současných nejvyšších elevacích HHL jsou průměrné teploty vegetační sezóny vyšší než globální prahové teploty. Teploty jsou zde vyšší o 1 °C oproti horní hranici prahových teplot (TREML 2004). Tudíž lze říci, že v Krkonoších není pro HHL ryze primárním důvodem teplota, ale kombinace ostatních klimatických faktorů (vítr, sněhová pokrývka a plazící sněh), svahové disturbance, morfologie reliéfu a antropogenní dědictví.

HHK, tvořená borovicí klečí se v některých lokalitách vyskytuje vysoko nad HHL. Podle analýzy leteckých snímků z roku 2017 se nejčastěji nachází ve výšce 1 350 – 1 450 m n. m. Svého maxima HHK dosahuje na JV a V svahu Sněžky, kde dosahuje až do 1 510 m n. m. Nejvýše zaznamenané polykormony kleče se nachází na temeni Luční a Studniční hory ve výšce 1 550 m n. m., izolované keře rostou na JV svahu Sněžky i ve výšce 1 565 m n. m. (ŠTURSA A WILD 2014). Maxima jsou dosažena na svazích o malém sklonu (JV a V svah Sněžky, Z svah Čertova návrší, J svah Dívčích a Mužských kamenů) a to na návětrné i závětrné straně. Na nízkém sklonu svahu se neprojevují disturbanční síly, jako laviny, mury, skalní řízení a plazení sněhu s negativními vlivy na růst kleče (VRBA 1964). Naopak svého minima dosahuje podobně jako HHL na dojezdech lavinových drah v údolích. To je způsobeno velkou disturbanční činností svahových pochodů, zejména sněhových základových lavin a mur (JENÍK 1961, ŠTURSA A WILD 2014).

Porosty kleče zaznamenaly v historii Krkonoš turbulentní vývoj. Kleč se pravděpodobně vyskytovala v Krkonoších již v preboreálu a boreálu (8 300 – 5 700 let BC), jak ukazuje studie KOCIÁNOVÁ (2002) nebo JANKOVSKÁ (2007). Na základě paleo-ekologických analýz je zřejmé, že se zde kleč vyskytovala i v období atlantiku, kdy pravděpodobně zaznamenala svůj maximální rozmach (JANKOVSKÁ 2004).

Velké změny v autochtonních porostech kleče způsobil člověk. Kolonizace obyvatelstva v 17. a 18. století znamenala výraznou redukci porostů kleče pro vznik pastvin (vznikající éra budního hospodářství) a otop (LOKVENC 2007). Kleč se zachovala pouze na rašeliništích, hranách karů a v těžko přístupných oblastech (ŠTURSA A WILD 2014).

ŠENFELDR A KOL. (2008) uvádí významný posun klečových pásem do nižších nadmořských výšek v Krkonoších v 11. – 18. století z důvodu exploatace lesních porostů člověkem a tím výrazně zpomalený zpětný posun HHL po ukončení antropogenních disturbancí. Katastrofální povodně a eroze na konci 19. století znamenala částečné výsadby kleče na dříve vykloučených stanovištích, ve kterých se pokračovalo i ve 30. letech 20. století (ŠTURSA A WILD 2014). Proces vysokohorského zalesňování holí klečí v 50. – 90. letech 20. století znamenal další masivní úbytek primárních luk (LOKVENEC 2007). Během celé doby obnovy klečových porostů bylo zalesněno 850 ha holí (ŠTURSA A WILD 2014). To s sebou neslo mnohá negativa, především snížení biodiverzity a vlivu na periglaciální tvary (TREML A KRÍŽEK 2006, TREML 2016B). Od roku 2010 probíhá rozvolňování autochtonních výsadeb o celkové rozloze 87 ha (ŠTURSA A WILD 2014).

2.4. Mikroklimatické podmínky stromů a keřů

Hlavním stresovým faktorem vzniku HHL je teplota. Vzhledem k vertikálnímu teplotnímu gradientu a zvýšeného teplotního stresu ve vyšších nadmořských výškách ztrácejí stromy svou konkurenční výhodu proti keřům (KÖRNER 2012). Výskyt keřů či malých semenáčků stromů nad HHL lze vysvětlit rozdílnými mikroklimatickými nároky růstu nízkých (byliny, keře, semenáčky) a vysokých (stromy) rostlin (KÖRNER A PAULSEN 2004).

Vysoké rostliny nedostatečně profitují z prohřáté přízemní vrstvy vzduchu a teploty jejich povrchu, zvláště v blízkosti půdy, jsou ve vegetační sezóně nižší než u keřů (KÖRNER 2012, TREML A BANAŠ 2008). Stromy svým vzrůstem zastíňují a ochlazují svou kořenovou zónu, jejich teplotní setrvačnost kmene způsobuje na jaře pozdější zahájení tvorby dřeva (PAULSEN A KOL. 2000).

Důležitý je proto vertikální profil přízemní části troposféry a jeho vliv na mikroklima (BARRY 2008, KÖRNER 2012). Rozdíly termiky jsou dány především radiačním ochlazováním a oteplováním (BARRY 2008). Během poledne a odpoledne jsou přízemní části vzduchového sloupce více prohřáté, naopak v noci při optimálních podmínkách pro radiační ochlazování (vyjasnění, utišení větru) jsou teploty u země nižší než ve výšce. Povrch dřeviny se rovněž ochlazuje při evaporaci, kdy je spotřebováváno latentní teplo na výpar (GRACE A KOL. 1989). Keře i stromy zároveň ovlivňují teplotu prostředí např. zástínem různě konfigurované koruny (KÖRNER A HILTBRUNNER 2018). Konfigurace koruny ovlivňuje také teplotu půdy (KÖRNER 2012). Zároveň vliv výšky dřeviny a sněhové pokrývky je neopomíjitelný. Stromy jsou negativně ovlivňovány nižší teplotou vzduchu nad sněhovou pokrývkou, větrem a větrnou abrazí. KÖRNER (2012) částečně vyvrací teorii o výrazném poškození stromů

mrazem oproti keřům, s tvrzením absence sněhové pokrývky v tropických oblastech, jako izolačního a ochranného faktoru keřů. LENZ A KOL. (2013) poukazuje na možné zvýhodnění růstu stromů v jarním období, kdy jsou teploty kmene a vzrostného vrcholu vyšší než u keřů pod sněhovou pokrývkou, zároveň jsou ale náchylné na výkyvy teplot v brzce jarním období.

stromy		keře	
autor	délka vegetační sezóny (den)	autor	délka vegetační sezóny (den)
Ellenberg (1963)	> 100	Körner (2012)	> 45
Körner a Paulsen (2004)	129 - 139	Hájková a kol. (2012b)	54 - 55
Rossi a kol. (2007)	100 - 140	Zhao a kol. (2015)	Ø 112
Gričar a Čufar (2008)	110	Li a kol. (2016)	88 - 101
Moser a kol. (2009)	101	Zhao a kol. (2018)	Ø 146
Gryc a kol. (2011)	153		
Körner (2012)	> 90		
Rossi a kol. (2012)	100		
Kašpar (2013)	111 - 132		
Li a kol. (2017)	115		

Tab. 4: Délka trvání vegetační sezóny stromů a keřů

KÖRNER (2012) uvádí, že dřeviny musí v krátkém vegetačním období na HHL dokončit růst reprodukčních orgánů a růst samotný. Některé výzkumy, např. GÖTMARK A KOL. (2016) uvádí rychlejší růst nízkých keřů oproti stromům v krátké vegetační sezóně na HHL, což ukazuje i délka vegetační sezóny těchto dvou dřevin, kdy KÖRNER (2012) uvádí pro stromy 90 dní a keře 45 dní. Ovšem KÖRNER (2012) a HÁJKOVÁ A KOL. (2012) zkoumali i malé keříky (brusnice) v chladném prostředí, tudíž délka vegetační sezóny keřů může být zavádějící. Kratší vegetační doba se zdá být velmi důležitá konkurenční výhoda keřů oproti stromům. To potvrzuje i LI A KOL. (2016), jež uvádí délku vegetační sezóny keřů 88 – 101 dní. Jenže výzkumy ZHAO A KOL. (2015, 2018) uvádí srovnatelnou délku vegetační sezóny keřů, jako níže zmínění autoři u stromů v chladném prostředí. Rozdíly se tak zdají druhově a prostorově specifické.

KÖRNER A PAULSEN (2004) uvádí délku vegetačního období stromů 129 – 139 dní; MOSER A KOL. (2009) 101 dní; ROSSI A KOL. (2007) 100 – 140 dní; ROSSI A KOL. (2012) 100 dní; GRYC A KOL. (2011) 153 dní; GRIČAR A ČUFAR (2008) KAŠPAR (2013) 111 – 132 dní; LI A KOL. (2017) 115 dní. Jednotlivé délky vegetační sezóny podle různých autorů jsou uvedeny v tab. 4.

2.5. Přírodní faktory ovlivňující růst dřevin

Růst stromů ovlivňuje široká škála environmentálních faktorů jako teplota, srážky a vlhkost, vítr, insolace a zástin, disturbance, napadení hmyzem a houbami, oheň, kompetice a facilitace (VAGANOV A KOL. 2006).

2.5.1. Vliv teplotních poměrů

Za hlavní faktor, určující polohu HHL v globálním měřítku jsou považovány teplotní poměry (KÖRNER 1999, KÖRNER A PAULSEN 2004). To lze potvrdit vertikálním teplotním gradientem a snižující se výškou stromu i průměrem jeho kmene se vzrůstající nadmořskou výškou (KÖRNER 2012). Podle KÖRNER (2012) mají nižší teploty vyšší dopad na radiální než axiální růst. Nízké teploty znemožňují zásobování cukry a aminokyselinami do pletiv a nejsou tak dostatečně funkční pro růst a jejich obnovu (KÖRNER 1998).

Překročení prahových teplot vede k zahájení růstu (KÖRNER A PAULSEN 2004). Dříve uznávaná teorie prahové hodnoty pro růst stromů na HHL izotermou 10 °C nejteplejšího měsíce (BROCKMANN-JEROSCH 1919 IN KÖRNER 2003) byla KÖRNER (1998) a dalšími autory vyvrácena či poupravena. KÖRNER (1998, 1999) vymezil prahové hodnoty teplot vzduchu pro HHL v globálním měřítku na 5,5 – 7,5 °C ve vegetačním období. KÖRNER A PAULSEN (2004) vymezují prahové hodnoty teplot pro HHL z teploty půdy v 10 cm na $6,7 \pm 0,8$ °C. Tato metoda se zdá přesnější, nýbrž nereflektuje rozdílné zahřátí různorodých korun stromu slunečním zářením a tím vylučuje odlišné termické vlastnosti jednotlivých stromových druhů. Mezi další důvody patří zejména: růst kořenů je velice citlivý na teplotu, změny v teplotě vzduchu se projeví se značným zpožděním 3 – 4 hodin se sníženou amplitudou (KÖRNER A PAULSEN 2004). KÖRNER A PAULSEN (2004) uvádí teplotu půdy 3,2 °C po dobu min tří dnů, jako prahovou teplotu zahájení vegetační sezóny. Podle ROSSI A KOL. (2007) začíná dělení kambiálních buněk u stromů na HHL při teplotě vzduchu > 5 °C, teplotě půdy 3 – 5 °C, teplotě kmene > 4 °C, teplota pro zabudování sacharózy jako produkt fotosyntézy 6 – 8 °C. Podle KÖRNER (1999, 2012) výskyt vyšších průměrných teplot, než výše uvedené prahové teploty, ve vegetačním období neprodlužuje trvání vegetační sezóny. Z dalších klimatických charakteristik pro HHL jsou uváděny limitní délky 128 dní trvající doba teploty půdy > 5 °C (AULITZKY 1967).

Podle ROSSI A KOL. (2007, 2008) při minimální teplotě vzduchu 7 – 9 °C dochází k zabudování stavebních látek do pletiv. Tato hodnota do značné míry koreluje s prahovou hodnotou počátku pučení jehlic (ROSSI A KOL. 2008). Při průměrných denních teplotách < 5 °C, které trvají alespoň 3 dny, dochází k omezení intenzity fotosyntézy na 60 – 70 %

a zastavení růstu kořenů (KÖRNER A PAULSEN 2004, KÖRNER 2012). Radiální růst v kmeni stromu je zahájen při změně půdních teplot z 0 °C na 4 – 5 °C, tedy po ablaci sněhové pokrývky, ale zároveň za podmínky podobných teplot ve všech částech stromu (TREML A KOL. 2015). KAŠPAR (2013) uvádí prahové teploty pro reaktivaci kambia v ekotonu HHL v Krkonoších na 5,5 – 10 °C.

Prahové hodnoty jsou však ve všech dosavadních studiích univerzálně uváděny pro všechny dřeviny. LI A KOL. (2016) zaznamenal prahové teploty pro zahájení růstu keřů $2,0 \pm 0,6$ °C v prostředí Tibetské plošiny, tedy o 2 – 4 °C méně než u stromů. Výzkum LI A KOL. (2017) u *Abies georgei* ukázal prahové hodnoty růstu dřevin 4 °C, tedy o 1 – 2 °C nižší prahové hodnoty než ostatní dřeviny. MINĐÁŠ A KOL. (1996) stanovil prahovou teplotu pro počátek tvorby dřeva kleče na 2 – 3 °C, což je nižší teplota, než kterou potřebují stromy.

Extrémně nízké teploty vzduchu a půdy v zimě a vysoké teploty vzduchu v létě mohou mít za následek zvýšenou mortalitu jedinců způsobenou mrazovým vysycháním či defoliací a následným úhynem (TRANQUILLINI 1979, HOLTMEIER 2003).

2.5.2. Vliv mrazu

Mráz má na růst stromů přímý i nepřímý vliv, přičemž ten nepřímý způsobuje mrazové vysychání především u mladých jedinců na HHL ke konci zimního období (TRANQUILLINI 1979). Mrazové vysychání je důsledkem postupné ztráty vody transpirací při zimním oteplení a zvýšené insolaci, kdy ztráta transpirace nemůže být nahrazována z důvodu zmrzlé půdy či pletiv (HERRICK A FRIEDLAND 1991, HOLTMEIER 2003).

2.5.3. Vliv větru

Vítr působí jako důležitý omezující faktor pro růst dřevin. Negativně se projevuje jako ochlazující faktor, redistributor sněhové pokrývky či mechanický poškozovatel umocněný unášením krystalků ledu a námrazy během zimy, způsobující abrazi návětrné části koruny (JENÍK 1961). V zimním období výrazněji více trpí část stromu nad sněhovou pokrývkou. Tyto aspekty, způsobující vlajkové růstové formy stromu či jeho vrcholové zlomy a následný bajonetový růst, mohou znamenat zpoždění počátku vegetační sezóny nebo lokální snížení HHL (HOLTMEIER 2009, KAŠPAR A KOL. 2017). Výrazně se zde projevuje i modelace terénu, kde stromy chráněné před převládajícími větry mohou ve skupinkách růst i vysoko nad HHL, než odpovídá jejich klimatický potenciál a naopak. Tento jev popsal v Alpách GRUBER A KOL. (2008).

2.5.4. Vliv živin

Obsah živin v půdě na HHL je výrazněji snížený, což působí limitně pro růst stromů. Nižší obsah živin je způsoben především půdotvorným substrátem (velmi často kyselé vyvřeliny a metamorfity). SUSILUOTO A KOL. (2011) spojuje omezení růstu s nízkými koncentracemi dusíku, kdy při nízkých teplotách nedochází k dostatečnému rozkladu minerálních látek a mineralizaci dusíku v půdě. Podle PITCAIRN A KOL. (1995) tato teorie potvrzuje vzestup HHL v oblastech s větší depozicí dusíku. KÖRNER (1998) přisuzuje omezený růst dřevin v chladném prostředí nízké asimilaci uhlíku.

2.5.5. Vliv reprodukce

Dřeviny, vyskytující se na horní hranici svého výskytu mají problémy s nižší produkcí a klíčivostí semen (TRANQUILLINI 1979), přičemž jejich limit je obvykle níže, než fyziologický limit pro růst stromů. Klíčení je ovlivněno klimatickými (teplotou půdy, teplotou vzduchu, půdní vlhkostí, půdní kyselostí, vzdušnou vlhkostí, insolací) a edafickými faktory (ZÁKRAVSKÁ 2013). Úspěšnost etablovaných jedinců ze semenáčků na HHL je nízká, z důvodu poškození klimatickými činiteli, nedostupností živin, konkurencí, okusem či sešlapem (HOLTMEIER 2003). Semenáčky a mladé stromky rostoucí ve skupinkách a shlucích mají větší šanci na přežití.

2.5.6. Vliv vlhkosti půdy a edafických poměrů

Edafické poměry bývají na HHL nepříznivé. Půda je mělká, silně skeletnatá se špatnou jímací schopností vody. BARBER A KOL. (2000) A BROLL A KEPLIN (2005) poukazují na vlhkost půdy jako na důležitý limitní faktor pro uchycení a růst nejen semenáčků na HHL. Nedostatek vody u dospělých jedinců působí jako stresující faktor, na který jedinci reagují omezením růstu především v radiálním směru (GRYČAR A ČUFAR 2008). Podle KÖRNER (1999, 2012) se vzrůstající nadmořskou výškou roste množství srážek a klesá evapotranspirace, tudíž jsou nízkou vlhkostí ohroženy především stromy na HHL v aridnějších oblastech a v kontinentálním klimatu, kde dosahuje HHL vyšších nadmořských výšek než v oceánickém klimatu.

2.5.7. Vliv disturbancí a reliéfu

Topografie reliéfu je nezanedbatelný limitní faktor pro růst dřevin. S rostoucím sklonem svahu roste i skeletovitost půdy až na skalní výchozy, kde dřeviny obtížně získávají vodu a živiny. Na svazích s nižším sklonem je poloha HHL výše než na příkrých svazích (TREML 2006). Větší sklon svahů a minimum dřevní hmoty rovněž umocňuje rychlé svahové pohyby, které mohou dlouhodobě či oscilačně snížit HHL o desítky až stovky metrů (JENÍK 1961, AUTIO A COLPAERT 2005). Nezanedbatelný disturbanční vliv má na prudších svazích rovněž plazící sníh, který popsal např. JENÍK (1961) nebo VRBA (1964), který znemožňuje uchycení především malých semenáčků. Vliv disturbancí má i pozitivní efekt v rychlejším uchycování stromů na obnažené půdě a podporuje tak generativní zmlazování (TREML 2016A).

2.5.8. Vliv interakce s organismy

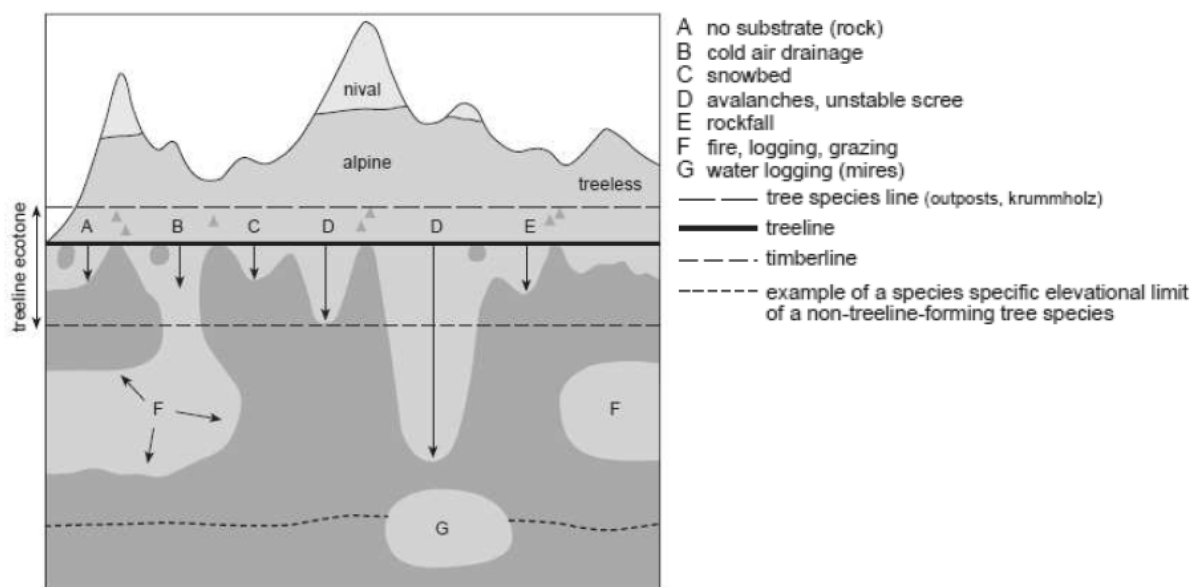
Jako další stresující faktory patří zejména parazitismus (houby), konkurence a hmyzí kalamity, sněhové plísňe (HOLTMAIER 2003), pastva herbivorů (ŠTURSA A WILD 2014) a kompetice a facilitace (ŠENFELDR A KOL. 2014). Významným limitním faktorem je člověk. Jeho přímé (těžba dřeva, budní hospodářství, turistika, nevhodná výsadba) a nepřímé působení (znečištění ovzduší, půdy, vod) výrazně mění podobu a polohu HHL (HOLTMEIER 2009, ŠTURSA A WILD 2014).

Interakce stromů (smrk ztepilý) a keřů (borovice kleč) ovlivňuje existenci klonálních skupinek v ekotonu HHL (ŠENFELDR A KOL. 2014). Tato interakce má kompetiční a facilitační složku. Kompetiční složka představuje negativní efekt kleče na velikost a aktuální vegetativní šíření klonálních skupinek smrku nižším množstvím vrstevnatých větví v hustých klečových porostech (MAESTRE A KOL. 2009, ŠENFELDR A KOL. 2014). Zapojené klečové porosty brání šíření smrku a expanzi HHL, zároveň však podporují jeho axiální růst na již obsazených pozicích a chrání semenáčky smrku před negativními povětrnostními podmínkami – facilitační složka (MAESTRE A KOL. 2009, ŠENFELDR A KOL. 2014). Relativní vlivy kompetice a facilitace stromů a keřů se mění na gradienty extremity mikroklimatických podmínek (MAESTRE A KOL. 2009).

Pastva a travení brání uchycování dřevin, jež trpí okusem a sešlapem (CAIRNS A MOEN 2004). Podle TREML A CHUMAN (2015) a ŠTURSA A WILD (2014) je regenerace semenáčků a dřevin výrazně snížena pastvou herbivorů. Dřeviny po ukončení pastvy rychle reagují expanzí biomasy na změnu podmínek (TREML A CHUMAN 2015).

Nezanedbatelný vliv má rovněž parazitismus. Mezi nejvýznamnější parazity působící na jedince smrku žírem jehlic, vyvolávající částečnou či úplnou defoliaci nebo žírem lýkové části patří především Lýkožrout smrkový, Bekyně mniška, Obaleč smrkový, Ploskohřbetka smrková, Pilátka smrková, Štěrbínatka smrková či Korovnice smrková (MODLINGER A KOL. 2015). Bejlmorka borová a Hřebenule ryšavá se podílejí na degradaci jedinců borovice kleče, jak uvádí ŠTURSA A WILD (2014).

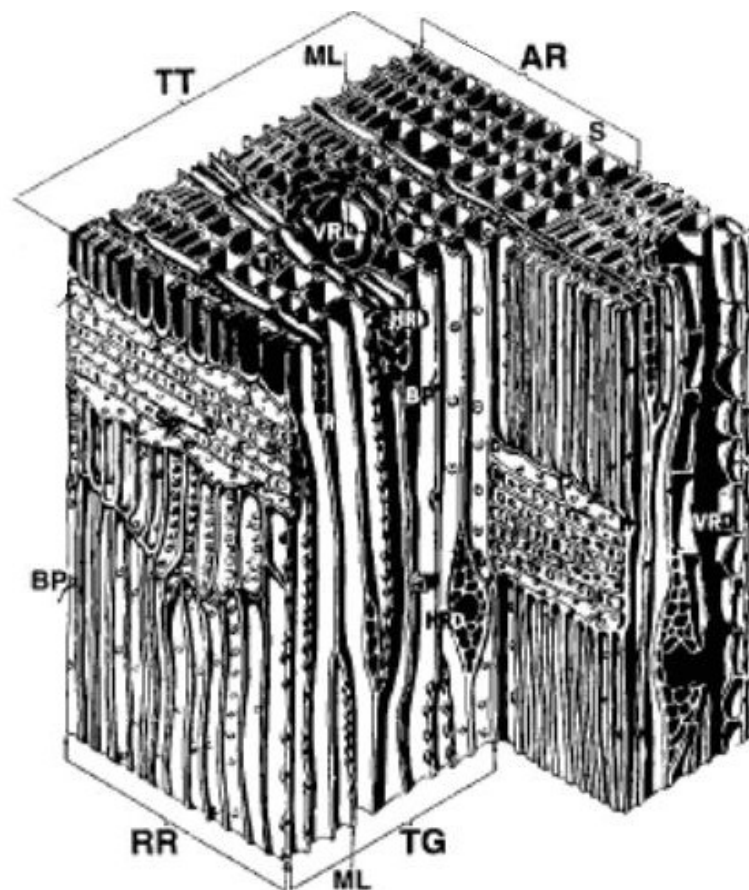
Kombinace různých přirozených faktorů na polohu HHL je znázorněna na obr. 7.



Obr. 7: Lokální faktory ovlivňující HHL ve srovnání s polohou klimatické HHL (KÖRNER 2007)

2.6. Stavba a tvorba dřeva jehličnanů

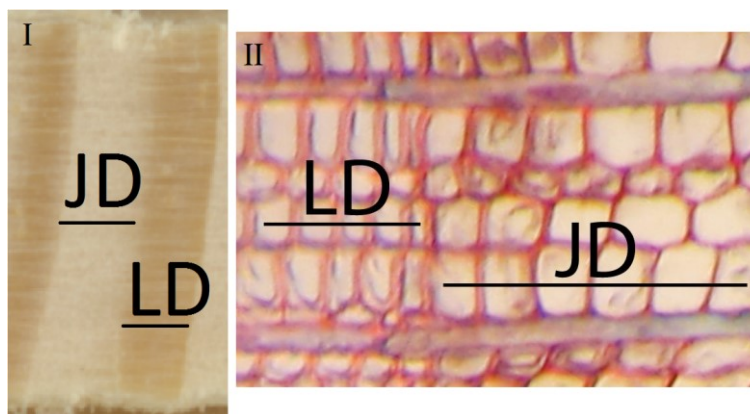
Dřeviny lze rozdělit na stavebně jednodušší nahosemenné (jehličnaté stromy) a složitější krytosemenné reprezentované listnatými stromy (ROSSI 2007, SPEER 2006). Zásadní rozdíl je ve způsobu vedení vody. Jehličnaté stromy vedou vodu cévicemi, tracheidy, listnaté k tomu používají důmyslný systém buněk cév, trachejí (SPEER 2006). Příčný a podélný řez kmenem jehličnatého stromu je znázorněn na obr. 8.



Obr. 8: Anatomická stavba jehličnatého stromu: TT – příčný řez; RR – radiální řez; TG – tangenciální řez; TR – tracheida; ML – buněčná přepážka; SP – tečky v křížovém poli; BP – tečky ve stěnách tracheid; HRD – horizontální pryskyřičné kanálky; VRD – vertikální pryskyřičné kanálky; AR – letokruh (PALLARDY A STEPHEN 2007 IN KAŠPAR 2013)

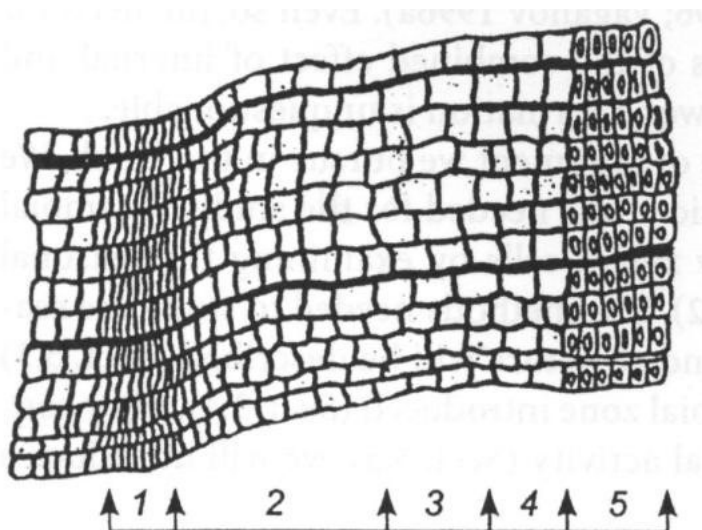
Růst stromů probíhá v radiálním (šířkový přírůst) a axiálním směru (výškový přírůst) jak uvádí např. ROSSI (2006). Radiální růst stromů je indukován dělením buněk v kambiální zóně a jejich postupnou diferenciací, xylogenezí. To je ovlivněno mnoha klimatickými faktory a délkou světelné periody dne. Během dělení buněk dochází k tvorbě xylému (dřevní část) a floému (lýková část). Xylém vede vodu, organické a anorganické látky od kořenů k vzrostnému vrcholu, floém transportuje asimiláty (ROSSI 2007, VOTRUBOVÁ 2010). Mezi počtem kambiálních buněk a teplotou kmene panuje přímá úměra (GRÍČAR A KOL. 2007). Axiální růst je vyvolán hormonem auxinem nacházejícím se ve vzrostném vrcholu stromu

(ROSSI 2007, SPEER 2006). Jeho tvorba je spojena s fenofází pučení a růst jehlic, kdy je tento hormon vytvářen (ROSSI 2007, ROSSI A KOL. 2009). Během jedné vegetační sezóny je vytvořen jeden letokruh jako produkt radiálního růstu. V letokruhu lze rozlišit buňky jarního dřeva, které má úzké buněčné stěny a velké prostory pro vedení vody a letního dřeva mající tlustší buněčné stěny, jak ukazuje obr. 9 (ROSSI 2006A). Tvorba jarního dřeva trvá 3 – 4 týdny, letního 1 – 2 týdny (VAGANOV A KOL. 2006).



Obr. 9: Detail jarního a letního dřeva smrku (FOTO: AUTOR (I), KAŠPAR 2013 (II))

Oddělená buňka z kambia prochází během vegetační sezóny vývojovými fázemi zvětšování, tloušťnutí a lignifikace buněčných stěn, ztráta protoplastu jako vývojově ukončené dospělé buňky, jak znázorňuje obr. 10 (VAGANOV A KOL. 2006, ROSSI 2007).



Obr. 10: Vývojové fáze buňky: (1) *kambiální buňky*; (2) *zvětšující se buňky*; (3) *lignifikující buňky*; (4) *dospělé buňky*; (5) *buňky předchozího letokruhu* (VAGANOV A KOL. 2006)

2.7. Tvorba dřeva na horní hranici lesa

Xylogeneze je proces produkce a následné diferenciaci buněk poskytující data vývoje letokruhových křivek dřevin v časovém měřítku kratší než jeden rok (ROSSI A KOL. 2007, ROSSI A KOL. 2012, GRIČAR A KOL. 2011). Podle ROSSI A KOL. (2007) A KÖRNER (2012) poskytuje xylogeneze na HHL vhodný způsob poznání životního cyklu a limitních teplot pro růst stromů a keřů.

Začátek kambiální aktivity je rovněž ovlivněn teplotou půdy, s čímž přímo souvisí mocnost a ablaci sněhové pokrývky (ROSSI A KOL. 2007). LUPI A KOL. (2011) naopak uvádí, že teplota půdy nemá zásadní vliv na průběh kambiální aktivity, jako teplota vzduchu. Podle GRIČAR A KOL. (2007) nemá teplota půdy přímý vliv na růst kmene. Nízké teploty na počátku jara mohou zpozdit počátek kambiální aktivity a zkrátit tím délku vegetační sezóny, kdy její délka má pozitivní vliv na celkové množství nově vytvořených buněk v aktuálním roce (ROSSI A KOL. 2007, ROSSI A KOL. 2008). ROSSI A KOL. (2008) zároveň poukázal na dřívější počátek kambiální aktivity u mladších jedinců s maximem v období s nejdelší fotoperiodou dne.

Velikost buněk je určena vzdáleností od vrcholu dřeviny, křoviny mohou tedy vyžadovat méně času na zrání buněk než stromy (ANFODILLO A KOL. 2012).

2.7.1. Vztah fenologických fází a růstu dřevin

Fenologie je věda o časovém průběhu významných, periodicky se opakujících životních projevů rostlin a živočichů v závislosti na počasí a podnebí (PIFFLOVÁ A KOL. 1956, HÁJKOVÁ A KOL. 2012A). Na životní cyklus má největší vliv délka světlé části dne a roční chod teplot, který ovlivňuje ablaci sněhové pokrývky, která ovlivňuje stromy pozitivně (brání jarnímu promrznutí) a negativně (ochlazující faktor), jak uvádí PALLERIN A KOL. (2012).

Fenologické procesy lze u rostlin rozdělit do dvou kategorií na vegetativní a generativní (HÁJKOVÁ A KOL. 2012A). U smrku ztepilého a borovice kleče patří mezi vegetativní procesy pučení a ukončení růstu prvních jehlic na počátku jara (HÁJKOVÁ A KOL. 2012A). Počátek a konec kvetení smrku a borovice kleče patří mezi generativní procesy (HÁJKOVÁ A KOL. 2012A). Obě fáze znázorňuje obr. 11.



Obr. 11: Pučení a růst prvních jehlic smrku ztepilého a kvetení borovice kleče na výzkumné lokalitě (FOTO: AUTOR)

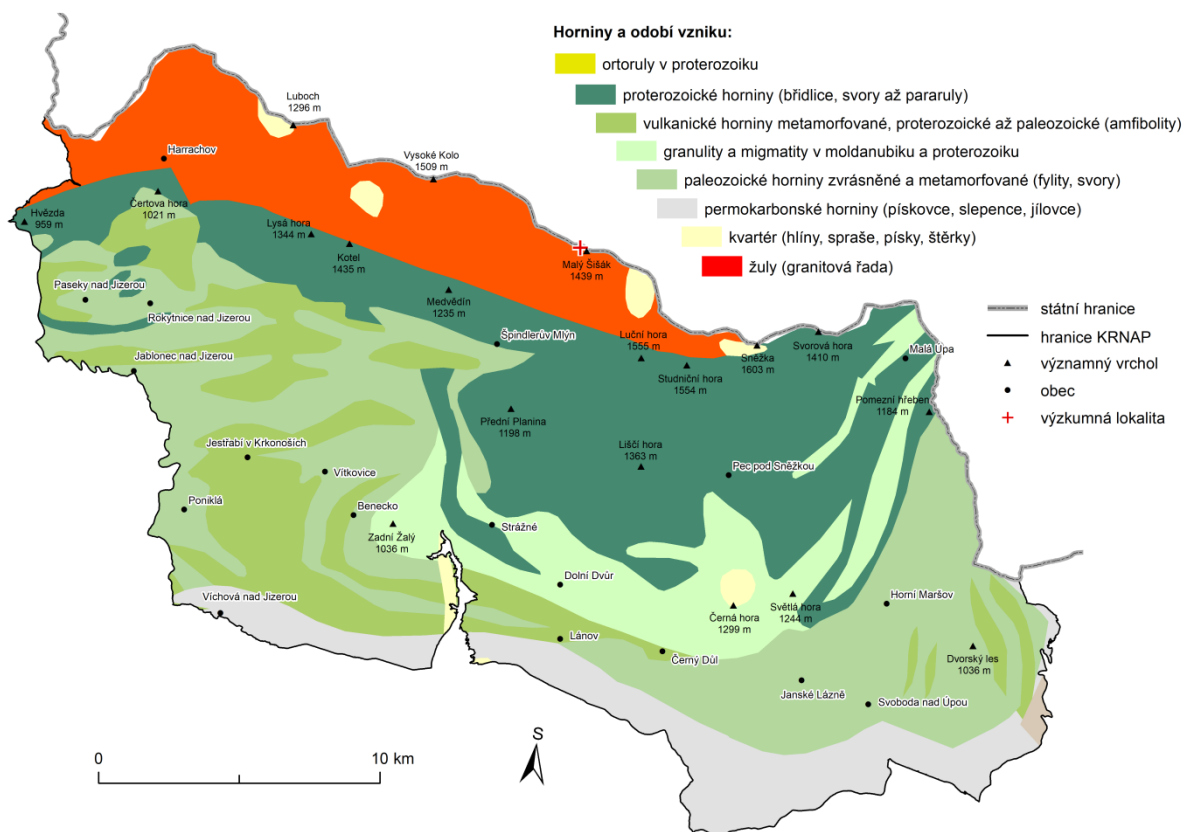
Průběh jednotlivých fenologických fází lze sledovat na anatomické úrovni dřevin. V průběhu xylogeneze je možné rozlišit počátek nástupu a dobu trvání jednotlivých fází buněk (ROSSI A KOL. 2006B, ROSSI A KOL. 2008).

KAŠPAR (2013, s. 7) tvrdí, že „fáze pučení smrku ztepilého začíná obvykle v nejvyšších partiích Vysokých Sudet po 13. květnu, kdy se průměrné denní teploty pohybují v rozmezí 9 – 12 °C. První „zralé“ jehlice lze obvykle zaznamenat po 28. květnu při průměrných denních teplotách 12,3 – 13,7 °C, počátek kvetení lze zaznamenat obvykle po 14. květnu při teplotách 11,9 – 13,2 °C a jeho konec pak 31. května, kdy se průměrné denní teploty pohybují obvykle mezi 13,5 – 15,4 °C. Průměrná doba kvetení se pohybuje mezi 15 – 17 dny (HÁJKOVÁ A KOL. 2012A).“

3. FYZICKO-GEOGRAFICKÁ CHARAKTERISTIKA LOKALITY

3.1. Geologie a geomorfologie

Geologicky patří Krkonoše k velmi starým pohořím. První výzdvihy proběhly již v proterozoiku při kadomském vrásnění. Velkou část Krkonoš tvoří horniny krkonošsko-jizerského krystalinika, které vznikly při uvolnění velkého množství tlaku. Vznikly tak břidlice, svory, pararuly, fylity. Další výraznou přeměnu způsobilo variské vrásnění v paleozoiku. V závěru variského vrásnění proniklo do metamorfovaných hornin oblasti Jizerských hor a Krkonoš žulové těleso a vytvořilo Krkonošsko-jizerský pluton. Krkonošsko-jizerský pluton dnes tvoří hlavní hřbet Krkonoš západně od Sněžky až po Jizerské hory, jak dokládá obr. 12 (PILOUS 2001).

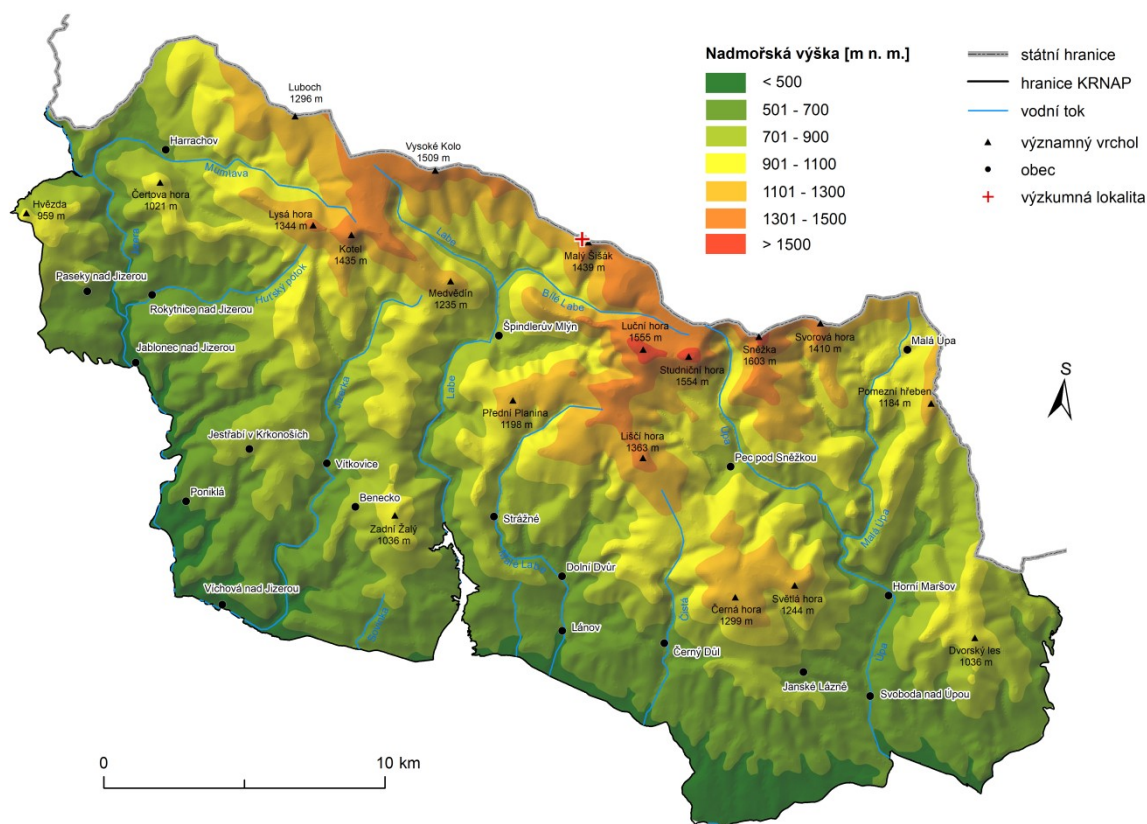


Obr. 12: Geologická mapa Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality (ARCDATA PRAHA 2018, ČGS 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

Střední výška Krkonoš činí 1 162 m n. m., nejvýše položený bod (Sněžka) se nachází v nadmořské výšce 1 603 m, nejnižší pak v nadmořské výšce 440 m (BÍNA A DEMEK 2012, TREML A MIGOŇ 2015). Výškové rozložení Krkonoš znázorňuje obr. 13.

Krkonoše byly v průběhu mezozoika a spodního terciéru vlivem denudace zarovnané, což dnes dokládá existence celkem pěti úrovní zarovnaných povrchů (MIGOŇ A PILOUS 2007). Mezi nejvýznamnější vyzdvižené parovniny patří obě náhorní plošiny východních

a západních Krkonoš. V průběhu saxonské tektoniky, která postihla v miocénu okrajová pohoří českého masívu, byly Krkonoše vyzdviženy. To výrazně ovlivnilo rozložení říční sítě a jejího vlivu na reliéf (PILOUS 2001).



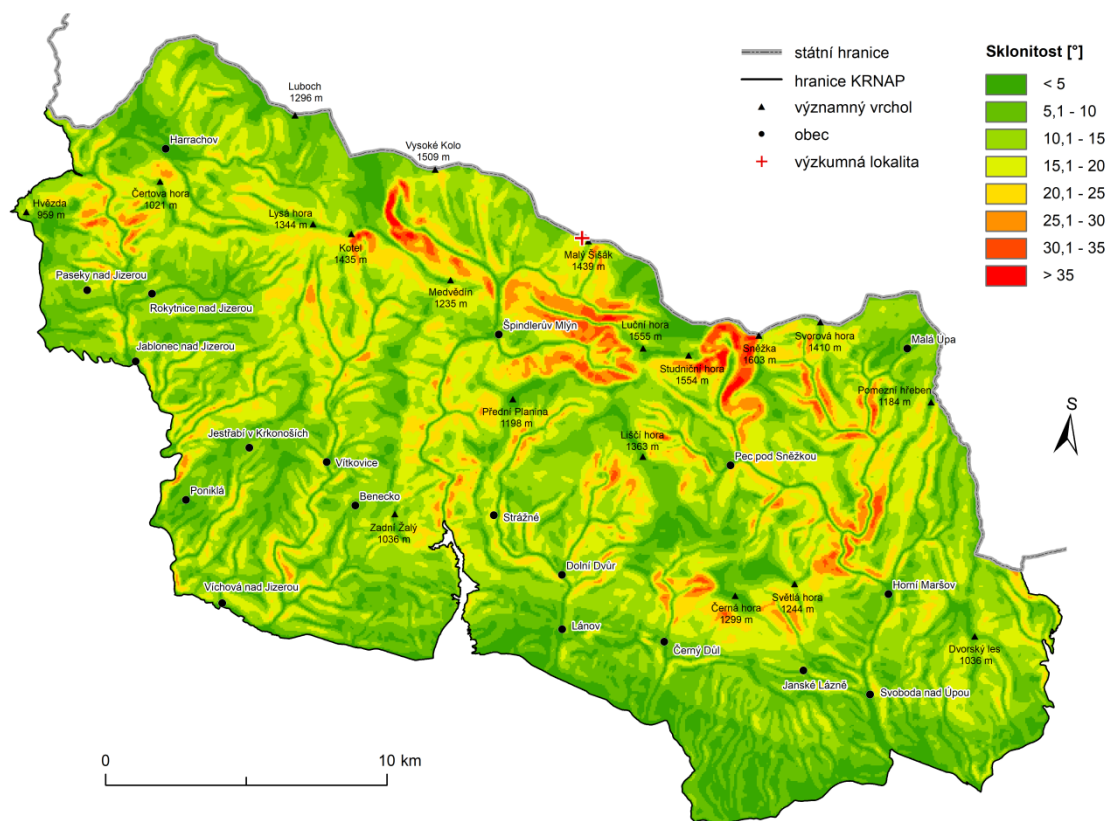
Obr. 13: Reliéf Krkonoš (hypsometrická mapa) s vyznačením výzkumné lokality (ARCDATA PRAHA 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

Poslední výraznější změny reliéfu proběhly v pleistocénu, kdy došlo k výrazným výkyvům klimatu, což způsobilo vznik horského zalednění Krkonoš (SOUKUPOVÁ A KOL. 1995, ENGEL A KOL. 2009). Celkem bylo v Krkonoších asi 34 ledovců různých velikostí a typů, od údolních, přes svahové až po karové (ENGEL 1997). Od té doby se zde vyskytují glaciální formy reliéfu, jako jsou kary, trogy, visutá údolí, morény, ledovcová jezera. Nejdelší a nejmocnější ledovec se nacházel v Obřím dole, v údolí řeky Úpy (PILOUS 2001). Celkové ochlazení a přítomnost periglaciálního prostředí dokládá i velké množství reliktních a z části i recentních tvarů dokládajících KŘÍŽKEM A KOL. (2007).

Reliéf také ovlivňuje polohu HHL. Kombinace edafických, sklonitostních a expozičních faktorů způsobuje kolísání polohy HHL (JENÍK 1961). Kontrast mezi návětrnými a závětrnými prostory se slunnými a stinnými lokalitami se zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou (HOLTMEIER 2003). V důsledku zalednění byla některá krkonošská údolí přemodelována a zahloubena. Především v jejich závěrech se nachází strmé stěny

ledovcových karů (obr. 14) s častými skalními plotnami a výchozy, které neumožňují uchycení lesa. V těchto místech je poloha HHL snížena, což podporují také rychlé svahové pohyby, jako skalní řícení, zemní a sněhové laviny, plazení sněhu, soliflukce, neustále narušující mělký půdní povrch a zabraňující růstu dřevin svoji disturbanční činností (HOLTMEIER 2003, TREML 2007). Mezi významné geomorfologické faktory snížení polohy HHL v Krkonoších patří kamenná moře a suťoviska. Tvar a konfigurace reliéfu ovlivňuje kromě teplotních a světelných podmínek i rozložení sněhové pokrývky a větrné proudění, které má významný vliv na polohu HHL, především v Krkonoších (JENÍK 1961, TREML 2000). Různou polohu HHL způsobuje i expozice, kdy na jižních svazích v důsledku vyššího množství slunečního záření dosahuje HHL vyšších poloh než na severní expozici, vyjma subtropických aridních pohoří, jak uvádí (PLESNÍK 1971, HOLTMEIER 2003).

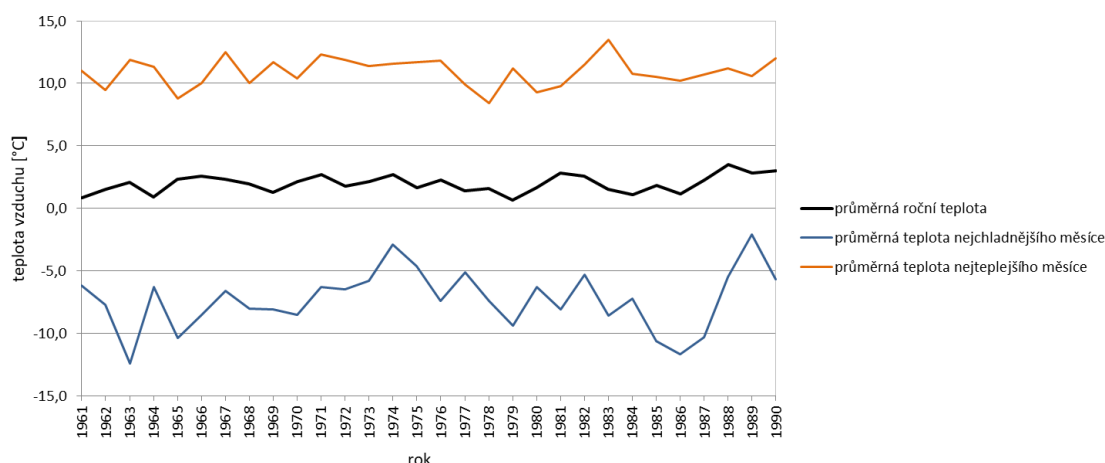
V posledních 500 – 800 letech Krkonoše ovlivňuje především člověk svojí činností (ŠTURSA 2013).



Obr. 14: Sklonitostní poměry Krkonoše s vyznačením výzkumné lokality (ARCDATA PRAHA 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

3.2. Klima

Klima Krkonoš je ovlivněno jejich polohou a orientací vzhledem k převládajícímu proudění. Hlavní povětrnostní charakteristiky se během roku časově i prostorově výrazně mění. Průměrná roční teplota osciluje mezi $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$ na úpatí hor až po $+0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ na vrcholu Sněžky. Průměrná letní teplota ve vertikálním gradientu podhůří – vrcholy se pohybuje v rozmezí $+14\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $+8,3\text{ }^{\circ}\text{C}$; průměrná lednová teplota nabývá hodnot $-4,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-7,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (ŠTURSA 2013). Teplotní charakteristiky z meteorologické stanice na Szrenica (1 363 m n. m.) jsou znázorněny na obr. 15.



Obr. 15: Teplotní charakteristiky stanice Szrenica za normálové období 1961 – 1990 (HEJDA 2016)

Vrcholové partie Krkonoš (výzkumná lokalita) spadají podle klasifikace QUITT (1971) do kategorie CH4 s velmi krátkým, chladným a vlhkým létem, s dlouhou, chladnou a na sněhovou pokrývku bohatou zimou. Klimatické charakteristiky této kategorizace jsou uvedeny v tab. 5.

počet letních dní	0 - 20
počet dní s teplotou alespoň $10\text{ }^{\circ}\text{C}$	80 - 120
počet mrazových dní	160 - 180
počet ledových dní	60 - 70
průměrná teplota v lednu	-6 až $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$
průměrná teplota v dubnu	2 až $4\text{ }^{\circ}\text{C}$
průměrná teplota v červenci	12 až $14\text{ }^{\circ}\text{C}$
průměrná teplota v říjnu	4 až $5\text{ }^{\circ}\text{C}$
počet dní se srážkami alespoň 1 mm	120 až 140
srážkový úhrn ve vegetačním období	600 až 700 mm
srážkový úhrn v zimním období	400 až 500 mm
počet dní se sněhovou pokrývkou	140 až 160
počet jasných dní	130 až 150
počet zatažených dní	30 až 40

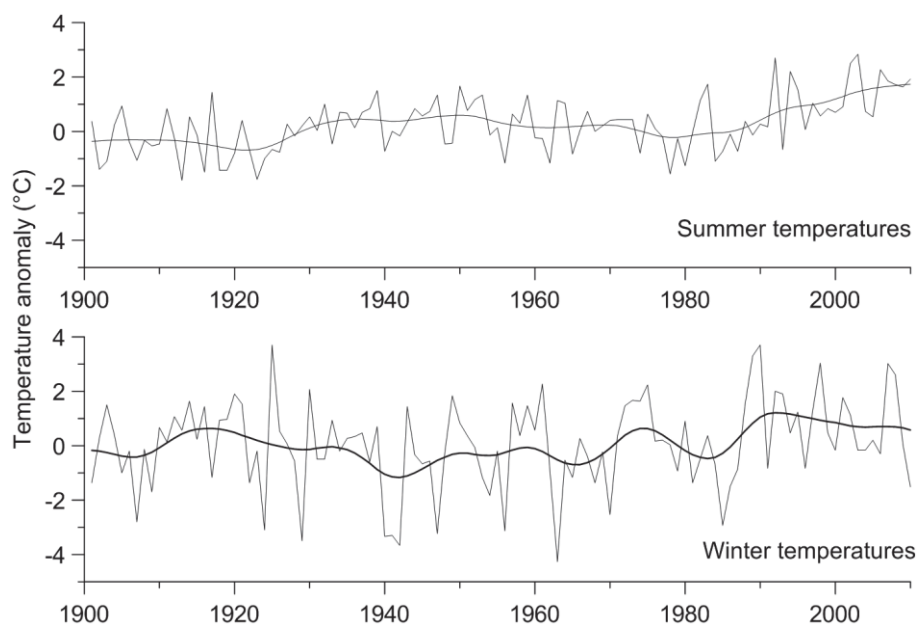
Tab. 5: Klimatické charakteristiky kategorie CH4 podle Quitta (QUITT 1971)

S rostoucí nadmořskou výškou klesá v Krkonoších teplota vzduchu v průměru o 0,6 °C/100 m, gradient nabývá nejvyšších hodnot v květnu (0,781 °C/100 m) a nejnižších hodnot v lednu (0,307 °C/100 m), jak dokládá tab. 6.

měsíc	průměrná měsíční teplota 61-90		pokles teploty na 100 m výšky
	Szrenica	Vysoké n/J	
leden	-6,05	-4,00	0,307
únor	-5,70	-2,50	0,479
březen	-3,55	0,80	0,651
duben	0,34	5,50	0,772
květen	5,48	10,70	0,781
červen	8,61	13,80	0,777
červenec	10,07	15,20	0,768
srpen	10,09	14,90	0,720
září	7,03	11,40	0,654
říjen	3,61	7,10	0,522
listopad	-1,57	1,20	0,415
prosinec	-4,77	-2,50	0,340
průměr	1,9658	5,9667	0,5989

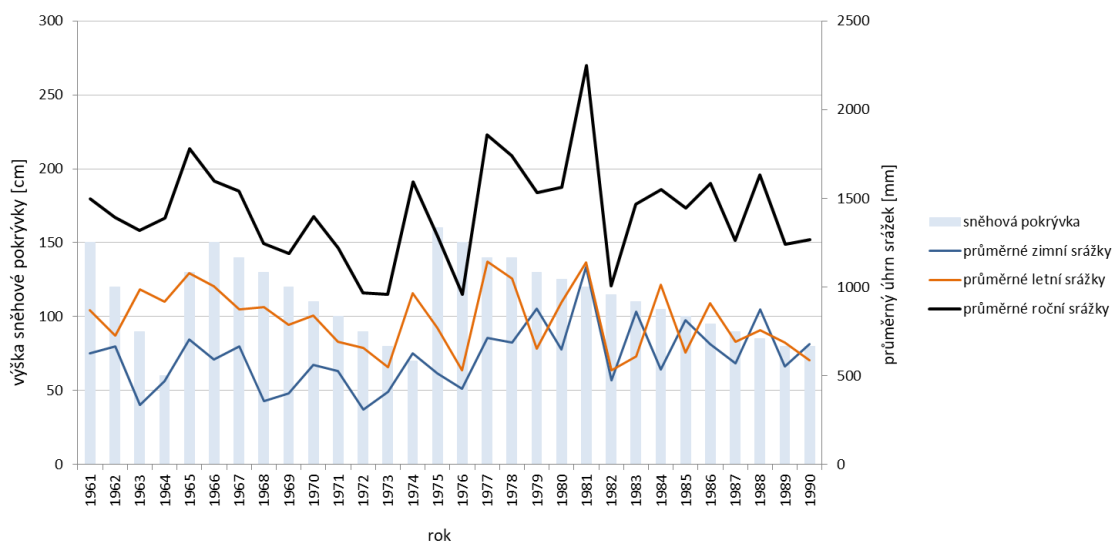
Tab. 6: Teplotní gradient profilu Vysoké nad Jizerou – Szrenica za období 1961 – 1990 (KVĚTOŇ 2001, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

Teplotní trendy letních a zimních teplot stanice Sněžka/Śnieżka jsou znázorněny na obr. 15. Od 80. let 20. století je patrný výrazně rostoucí trend letních teplot, v Sudetech odhadovaný na 0,07 °C/100 let (GLOWICKI 1997). V případě zimních teplot není rozdíl tolik patrný. V průběhu 20. století pravidelně docházelo k oscilacím teplejších a chladnějších zim, proložené několikaletým teplým nebo chladným obdobím. Přesto lze od druhé poloviny 80. let 20. století pozorovat rostoucí trend frekvence teplých zim.

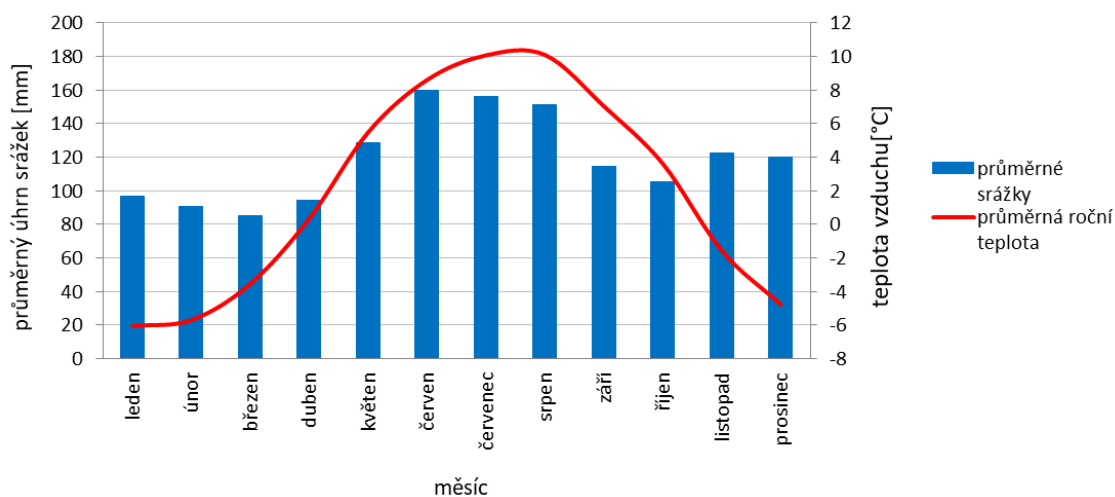


Obr. 16: Teplotní anomálie letního období (červen červenec, srpen) a zimního období (prosinec, leden, únor) 1900 – 2010 vzhledem k normálovému období 1961 – 1990 na Sněžce (převzato od TREML A MIGOŇ 2015)

Krkonoše patří mezi srážkově nejbohatší oblasti Česka. Průměrné roční srážky dosahují hodnot 800 mm na úpatí až po více než 1 400 mm ve vrcholových partiích, především (severo)západní části pohoří (ŠTURSA 2013). Srážkové charakteristiky a klimadiagram z meteorologické stanice na Szrenica (1 363 m n. m.) jsou znázorněny na obr. 17 a 18.



Obr. 17: Srážkové charakteristiky stanice Szrenica za normálové období 1961 – 1990 (HEJDA 2016)



Obr. 18: Klimadiagram stanice Szrenica za jednotlivé měsíce

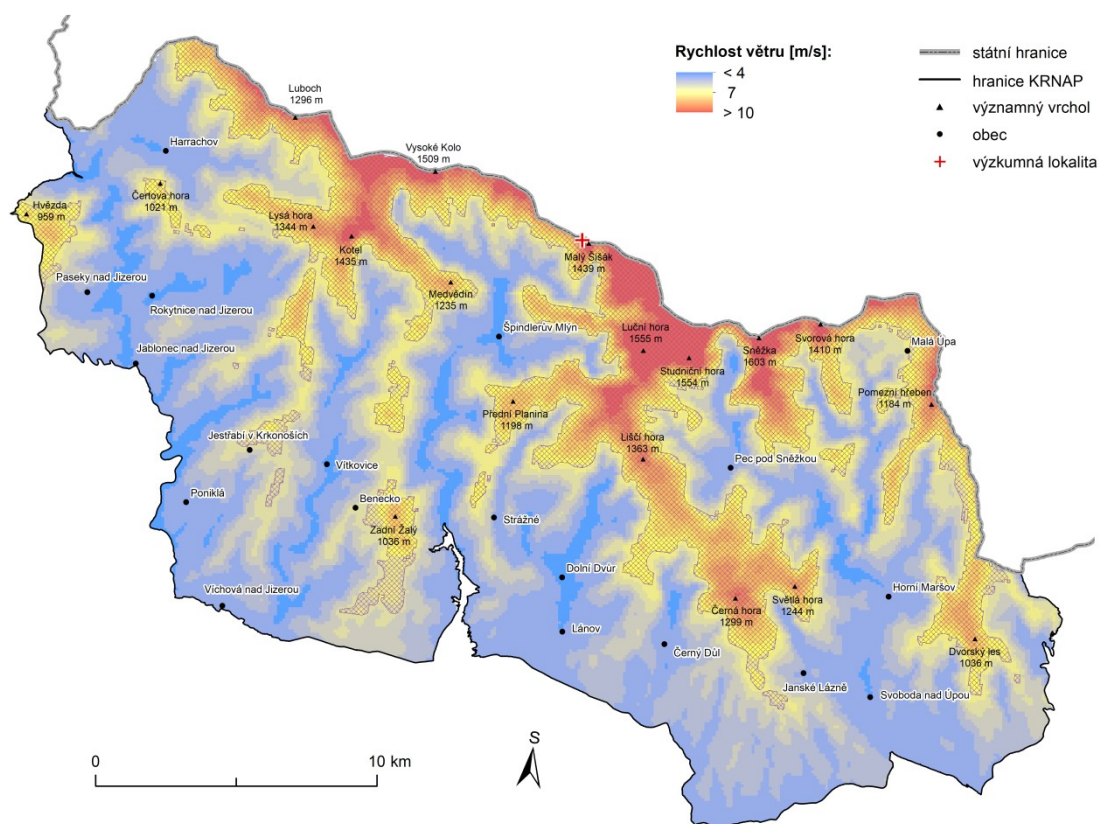
Skutečné srážky ve vrcholových bezlesích partiích však KWIATKOWSKI (1982) odhaduje až na 2 000 mm. Pravděpodobně podhodnocené srážky v zimním období, způsobené špatnou měřitelností srážek při větrných situacích v gradientu vrcholy – údolí, dokládá i tab. 7. Roční úhrny jsou však v jednotlivých letech velmi proměnlivé. Podle JENÍK (1961) a KOCIÁNOVÁ A KOL. (2013) z ročního úhrnu srážek ve vrcholových partiích tvoří pevné srážky více než 50 %.

	leden	únor	březen	duben	květen	červen	červenec	srpen	září	říjen	listopad	prosinec	celkem
Vrchlabí	74	49	56	39	61	72	88	72	66	66	77	90	810
Harrachov	121	97	104	82	96	113	123	108	91	92	106	145	1278
Labská bouda	102	80	103	82	119	159	175	151	131	110	117	130	1459

Tab. 7: Srážkový gradient profilu podhůří – údolí – vrcholové polohy za období 1961 – 1990 (KVĚTOŇ 2001, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

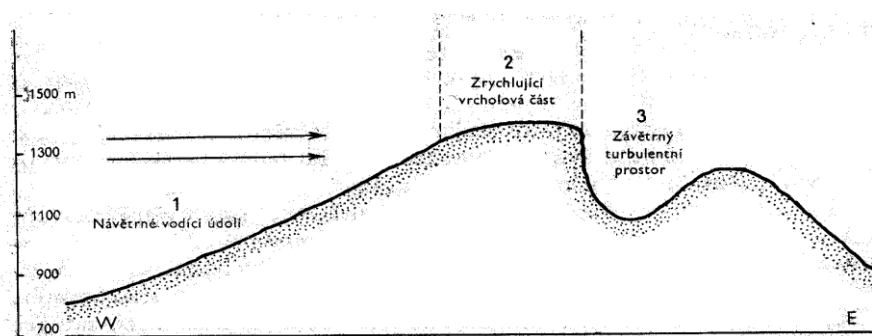
Průměrná délka trvání souvislé sněhové pokrývky ve vrcholových partiích činí až 180 dní s výškou 100 – 200 cm, v abnormálně sněhově bohatých zimách až 400 cm (SPUSTA A KOCIÁNOVÁ 1998). Sněhová pokrývky je nesteromerně rozložena s gradientem návětrí – závětrí (JENÍK 1958, ŠEBESTA 1978, SPUSTA A KOL. 2003). Délka trvání a mocnost sněhové pokrývky spolu se svahovými pochody mají zásadní význam pro utváření a vývoj vegetace (JENÍK 1961).

Převládající větrné proudění v oblasti vrcholových poloh má (severo)západní až jihozápadní složku, s nejsilnějšími větry v zimním období (JENÍK 1961, ŠTURSA 2013). JENÍK (1961) tuto tezi upřesnil výzkumem na JZ expozici. Průměrná rychlost větru ve vrcholových partiích přesahuje 10 m/s (obr. 19), maximální rychlost v nárazech může dosahovat až 60 m/s, specifický je především vrchol Sněžky (METELKA A KOL. 2007). Krkonošský reliéf má předpoklad pro teplotní inverze (JENÍK 1961, SÝKORA 1983).



Obr. 19: Průměrné rychlosti větru s vyznačením výzkumné lokality (INSPIRE 2018, ARCDATA PRAHA 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

Orientace pohoří SZ – JV napomáhá vzniku pro Krkonoše typických mezoklimatických a mikroklimatických podmínek, označovaných JENÍKEM (1961) jako A-O systémy. Schéma A-O systému je znázorněno na obr. 20. Tyto procesy mají za následek nerovnoměrné rozložení sněhové pokrývky, velké akumulace v závětrí podmiňující vznik lavin a vyšší rychlosti větru na zarovnaných površích a návětrných vodících údolích a naopak turbulentní proudění vzduchu a ukládání větrem unášených částic v závětrných prostorech (JENÍK 1961).



Obr. 20: Schéma podélného profilu anemo-orografického systému Vysokých Sudet s vyznačením jeho hlavních částí (JENÍK 1961)

Rok 2017 byl v Peci pod Sněžkou (profesionální meteorologická stanice ČHMÚ) lehce nadprůměrný. Leden byl teplotně podnormální, duben, červenec a září lehce podnormální, naopak únor a březen byl silně nadnormální, listopad a prosinec lehce nadnormální, zbylé měsíce průměrné (vztaženo k normálu 1981 – 2010), jak ukazuje příloha 13.

3.3. Hydrologie

Říční síť v Krkonoších má prapůvod již v terciérním tektonickém výzdvihu pohoří. V důsledku zvětšujících se výškových rozdílů a intenzivní zpětné eroze toků se začala vytvářet stromovitá (epigenetická, mřížkovitá) říční síť, často rovnoběžná s orientací hlavního hřbetu (HUNČAROVÁ A PARZÓCH 2007, ŠTURSA 2009). Typickým rysem všech krkonošských vodních toků je jejich nevyrovnaný příčný profil s řadou stupňů, které vznikly jako důsledek výše zmíněných tektonických událostí (HUNČAROVÁ A PARZÓCH 2007).

Slezský hřbet tvoří hlavní evropské rozvodí mezi Baltským a Severním mořem (HUNČAROVÁ A PARZÓCH 2007). Mezi nejvýznamnější vodní toky patří Labe (povodí I. řádu), Jizera, Jizerka, Úpa, Mumlava, Bílé Labe a Malé Labe. Hlavní vodní toky odvodňující severní úbočí pohoří tvoří Kamienna, Podgórna, Wrzosówka, Łomnicka, Łomnica a Jedlica (ŠTURSA 2013).

V Krkonoších se rovněž vyskytuje několik jezer ledovcového původu, především na slezské straně hor. Jedná se o Wielki Staw, Mały Staw, jezírka na dně Sněžných jam, nestálé jezírko Jaworowa Łaka na dně Czarny Kocioł, a malé Mechové jezírko na české straně (ŠTURSA 2009, 2013). Na zarovnaných površích s minimálními sklony se vyskytuje velké množství rašelinišť s rašelinnými jezírky. Mezi nejvýznamnější patří subarkticko-subalpinské Úpské a Pančavské rašeliniště, z montánních rašelinišť je významná především oblast Černé a Světlé hory (POTOCKA A VANĚK 2006, ŠTURSA 2009).

Hlavní zdroj vodnosti krkonošských vodních toků jsou atmosférické srážky (HUNČAROVÁ A PARZÓCH 2007). Maximální vodnosti dosahují vodní toky v období největšího tání sněhu, tj. v dubnu a v květnu. Nejmenších hodnot vodnosti pak v průběhu ledna a února, vlivem akumulace značného množství vody ve sněhové pokrývce a nižších teplot, dále pak koncem léta a začátkem podzimu (HUNČAROVÁ A PARZÓCH 2007).

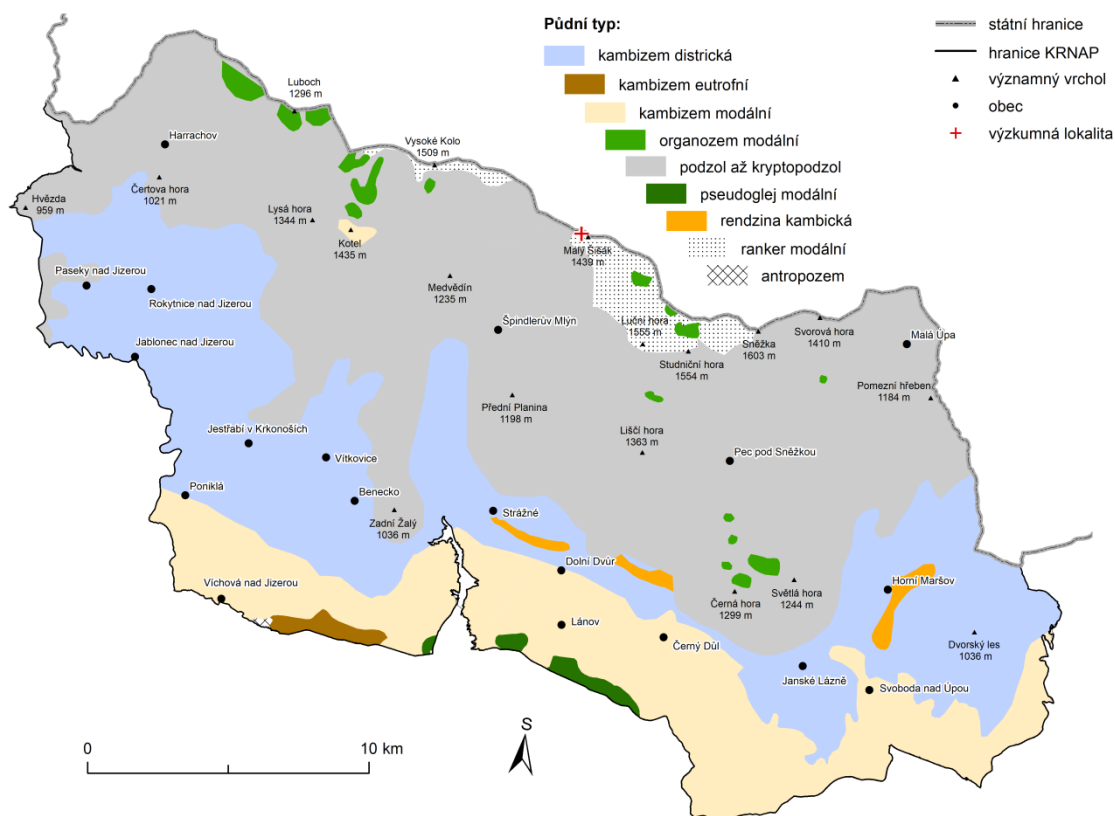
Sníh a sněhová pokrývka má výrazný vliv na růst a kondici stromů na HHL. Silné větrné proudění a časté námrazy spojené s obrusem dřevní biomasy a vrcholový fenomén má za následek zhoršenou vitalitu stromů a možné snížení polohy HHL (JENÍK 1961, TREML 2000). Dlouho do jara trvající mocná sněhová pokrývka způsobuje pozdější nástup růstu stromů a tím zkracuje vegetační období. Sněhové laviny působí jako hlavní disturbanční faktor v závětrných prostorech A-O systémů a způsobují zátokovou HHL (JENÍK 1961, KOCIÁNOVÁ A SPUSTA 2000).

3.4. Půdy

Vývoj půd v Krkonoších je ovlivněn chladným a vlhkým klimatem. Kvalitu půd v Krkonoších ovlivňuje zejména kyselé, minerálně chudé geologické podloží a chladné, velmi vlhké klima (VACEK A KOL. 2006, ŠTURSA 2013). Je zde vyvinutá výrazná výšková půdní zonace. V nejnižších polohách převládají kambizemě, výše mají převahu humusové a rašelinné podzoly, krypropodzoly a podzolové rankery, na výchozech vápenců jsou vzácně vyvinuté rendziny a na nejvyšších vrcholech převládají mrazem tříděné kamenité a velmi mělké alpské půdy (ŠTURSA 2013) jak ukazuje obr. 21. Podél vodních toků bývají různě mocné nivní půdy a gleje. Na lesních rašeliništích a subarktických rašeliništích obou náhorních plošin se vyskytují organozemě, jejichž mocnost nepřesahuje 2 – 3 metry (POTOCKA A VANĚK 2006).

Zhruba od 50. let 20. století dochází v Krkonoších k výraznému okyselování půd vlivem depozice oxidů síry (VACEK A KOL. 2006). Vrchol acidifikace krkonošských půd nastal v 80. a na počátku 90. let 20. století, který byl patrný zejména na exponovaných výše

položených lokalitách, kde se nacházely staré smrkové porosty (VACEK A KOL. 2006). Hodnoty pH se v 80. letech pohybovaly až do hodnot 4, přičemž situace po odeznění zátěže síry atmosférickou depozicí se příliš nezlepšila (VACEK 2007). Naopak se výrazně zlepšil chemismus půd v okolí zásobovacích cest vrcholových bud, kde nevhodné a hojně využívané bazické materiály na zpevnění cestních těles nahradily v 90. letech méně agresivní materiály (VÍTKOVÁ A KOL. 2012).

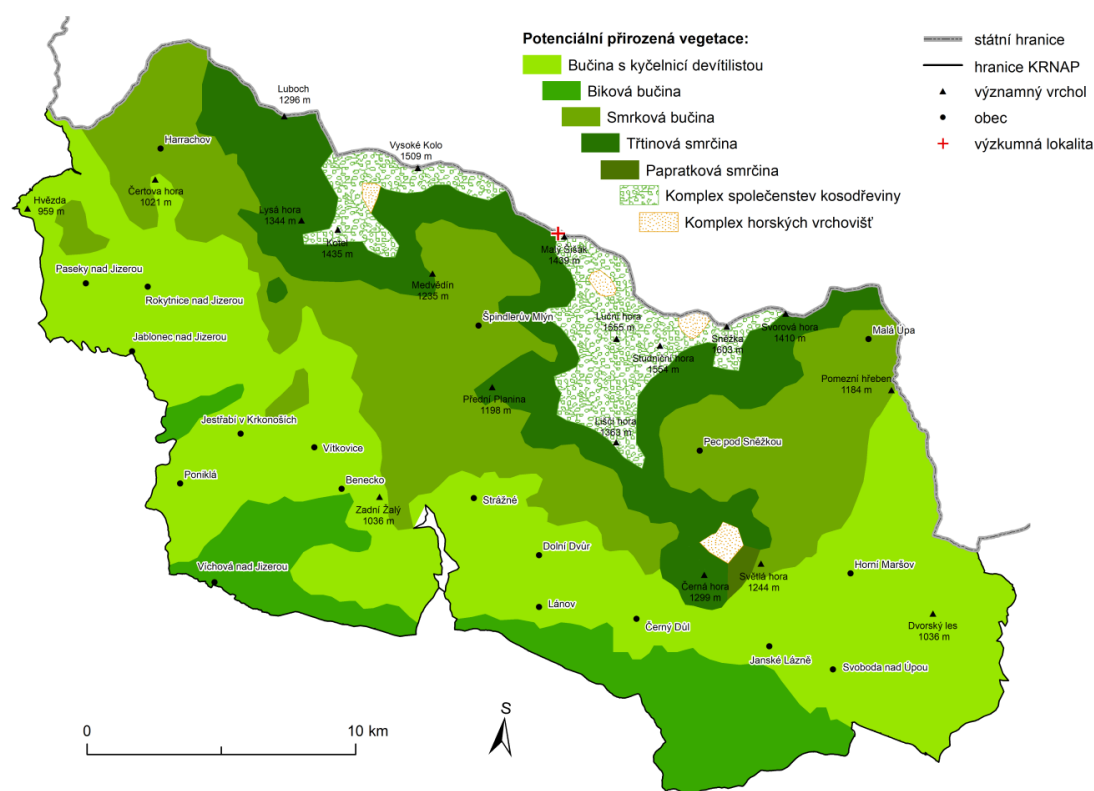


Obr. 21: Půdní typy Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality (ARCDATA PRAHA 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

3.5. Vegetace

Podle ŠTURSA (2012) jsou výškové vegetační stupně v horách vyvinuty následovně: submontánní, montánní, spodní alpinský (subalpínský) a svrchní alpinský (alpínský). Podle této klasifikace jsou v Krkonoších vyvinuty čtyři výškové vegetační stupně.

Nejnižše položeným, zaujímající téměř 50 % rozlohy je submontánní (ŠTURSA 2012). Rozkládá se v krkonošském podhůří a na úpatí hor, v rozmezí 400 až 800 m n. m. Původně ho pokrývaly listnaté lesy nebo smíšené horské pralesy. Přirozenými dřevinami jsou buk, javor, jasan, jeřáb, olše, vzácně i jedle, jak dokládá obr. 22. Většinu těchto lesů však člověk v průběhu kolonizace hor vytěžil a nahradil buď smrkovými monokulturami, nebo je přeměnil na louky, pastviny a pole. Zbytky listnatých nebo smíšených horských lesů se zachovaly v údolích kolem řek a potoků (ŠTURSA 2012).

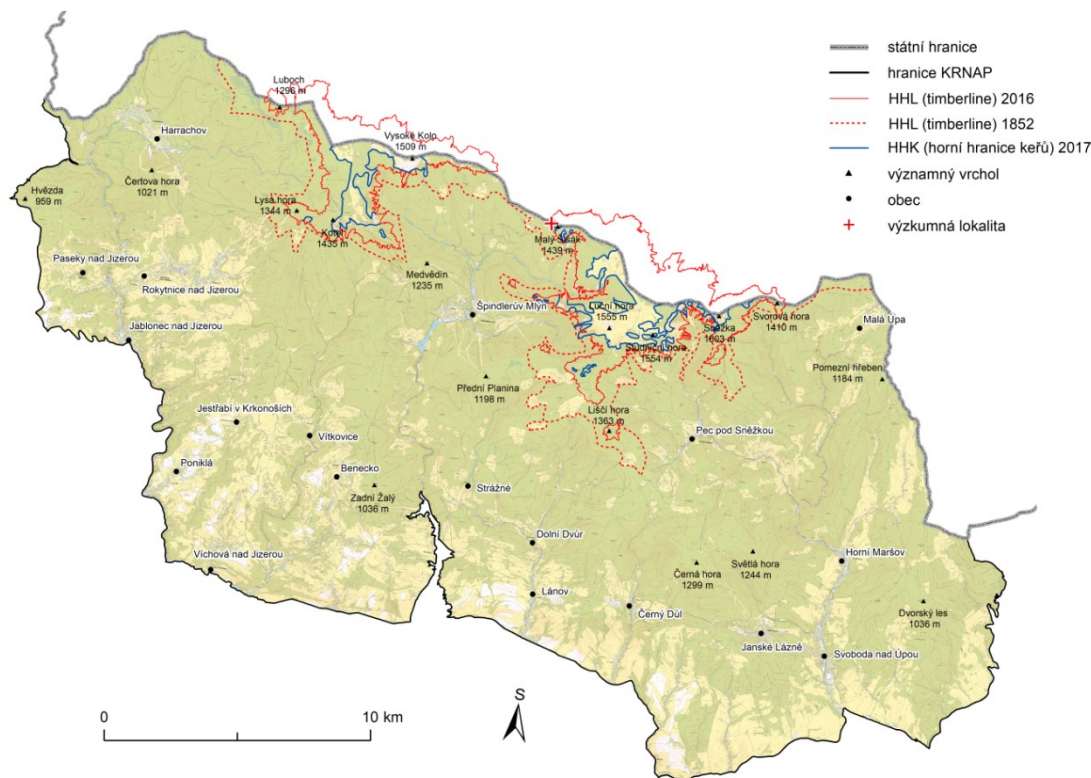


Obr. 22: Potenciální přirozená vegetace Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality (ARCDATA PRAHA 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

Na submontánní stupeň navazuje stupeň montánní, mezi 800 – 1200 m n. m., pokrývající zhruba 40 % plochy Krkonoš (ŠTURSA 2012). V minulosti tady rostly husté smíšené a horské smrkové lesy, které však v uplynulých staletích prodělaly značné změny. V důsledku dolování, těžby dřeva, sklárství a budního hospodářství byla velká část horských lesů vykáčena (LOKVENC 2007, DOBÍHAL 2018). Na jejich místě vznikaly (zejména v období

budního hospodářství v 17. – 19. století) bezlesé osídlené horské enklávy s druhově bohatými květnatými horskými loukami (LOKVENC 2007, DOBÍHAL 2018).

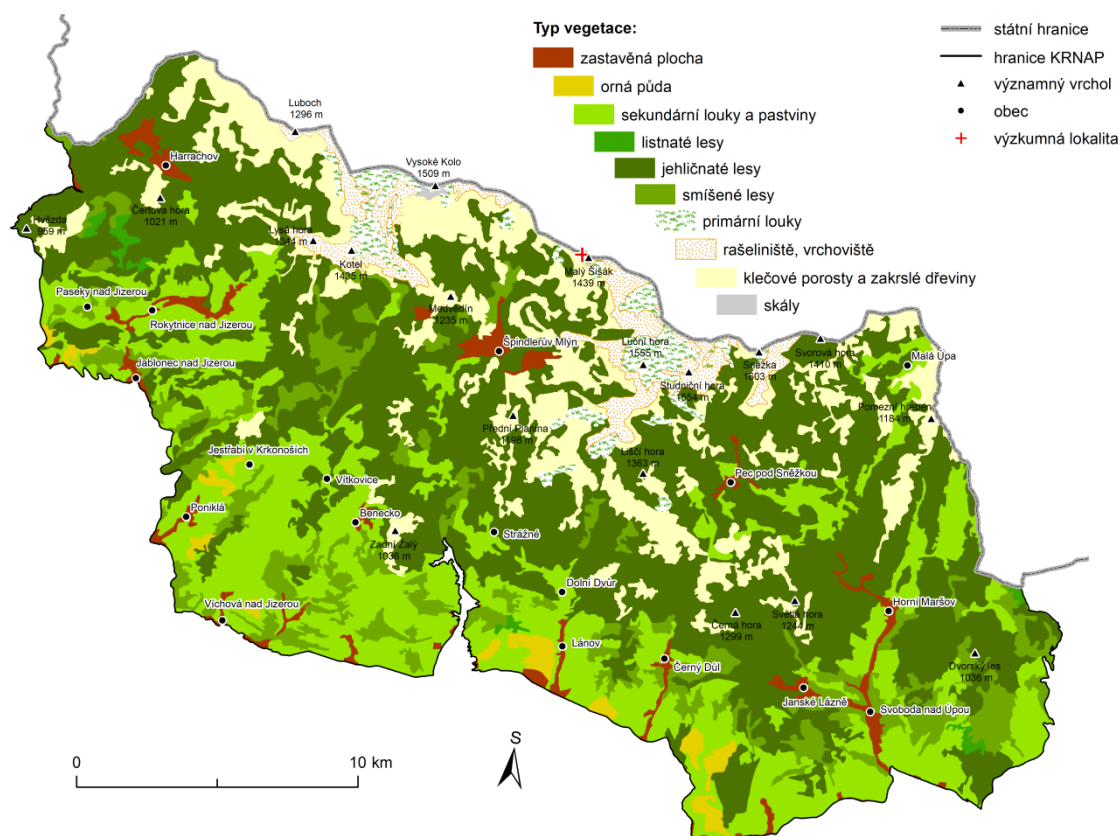
Alpínská hranice lesa tvoří ekoton mezi montánním a spodním alpínským (subalpínským) stupněm. Některé klasifikace uvádějí HHL jako samostatný vegetační stupeň (subalpínský). V Krkonoších osciluje mezi 1 200 – 1380 m n. m. Nejvyšší polohy dosahuje HHL v oblasti Sněžky, Růžové hory a severního úbočí Malého Šišáku (TREML 2004). V minulosti byla její poloha antropogenně i výrazně ovlivňována. V 16. a 17. století byla HHL v Krkonoších dramaticky snížena s téměř celoplošným odlesněním východních a středních Krkonoš (ŠTURSA 2013). Významnou redukcí prošly i klečové porosty nad HHL sloužící na otop a pro získání zemědělské půdy jako seniště nově vznikajícího budního hospodářství. Na konci 19. století byla pastva nad HHL zakázána, avšak stále probíhalo travení způsobující nemožnost návratu HHL do původní polohy (LOKVENC 2007). Poloha HHL se začala zvyšovat po změně hospodaření v horách v 19. století (LOKVENC 2007, ŠTURSA A WILD 2014). Historická a současná poloha HHL je znázorněna na obr. 23. Významný faktor ovlivňující průběh a výškové rozložení HHL na svahu jsou svahové pohyby. Ty v některých místech Krkonoš snížily AHL až na 960 m n. m (TREML 2004). V budoucnu se očekává posun HHL do vyšších nadmořských výšek vzhledem k dopadům klimatických fluktuací (ŠTURSA A WILD 2014).



Obr. 23: Historická i současná poloha HHL a HHK Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality (POSKYTNUTÍ DAT VÁCLAV TREML, ARCDATA PRAHA 2018, ČÚZK 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

Polohy zahrnující HHL a primární louky v nadmořských výškách 1 200 až 1 450 m, převážně na náhorních plošinách západních a východních Krkonoš a na přilehlých svazích (9,3 % z celkové rozlohy Krkonoš). Velkoplošná mozaika rozsáhlých klečových porostů, přirozených i druhotných smilkových luk a severských rašelinišť. Tento vegetační stupeň můžeme označit rovněž jako travnatá tundra (ŠTURSA 2012).

Svrchní alpinský (alpínský) vegetační stupeň zaujímá nejvyšší polohy Krkonoš, 1 450 až 1 602 m n. m. (0,7 % z celkové rozlohy Krkonoš). Je vytvořen pouze na nejvyšších, vzájemně izolovaných vrcholech Krkonoš – na Sněžce, Studniční, Luční hoře, Smogornii a Vysokém Kole. Reliéf i vegetaci nejvyšších horských poloh Krkonoš významně ovlivňuje opakované mrznutí a tání trvale vlhké a podchlazené půdy, tvorba půdního ledu, soliflukce a vznik nejrůznějších kamenných kopečků, brázd (PILOUS 2001). Charakter vegetace tu určují drobné keříčky, traviny, mechy a lišejníky, odkud název lišejníková tundra (ŠTURSA 2012). Výškové vegetační stupně jsou vlivem A-O systémů porušeny na návětrných svazích zvýšeným stresem větru a závětrných prostorách vlivem redistribuce sněhové pokrývky reprezentované vyšší lavinovou aktivitou (JENÍK 1961). Land cover Krkonoš je znázorněn na obr. 24.



Obr. 24: Krajinný pokryv Krkonoš s vyznačením výzkumné lokality (ARCDATA PRAHA 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

3.6. Antropogenní ovlivnění Krkonoš

V posledních 800 letech ovlivňuje přírodu Krkonoš především člověk. Počáteční etapu osídlování podhůří Krkonoš ve 12. – 14. století vystřídal středověké dobývání nerostného bohatství, zejména železných, měděných, arzenových či stříbrných rud (ŠTURSA 2013). Středověké hornické a hutní podnikání odstartovalo rychlý rozvoj krkonošských sídel. Velký význam při osídlování Krkonoš mělo sklářství a těžba nerostných surovin. Postupná kolonizace Krkonoš obyvatelstvem alpského původu znamenala v 16. a 17. století téměř dokonalé odlesnění středních a východních Krkonoš pro potřeby kutnohorských dolů, stavbu bud, výrobu dřevěného uhlí do pecí pro zpracování nerostů a pro otop (ŠTURSA 2013). To znamenalo výrazné ovlivnění termických a hydrických podmínek vymýcených oblastí, zvýšení erozní činnosti a svahových pochodů. Na vzniklých lučních enklávách vznikají roztroušené horské boudy a osady, se zde typickým fenoménem budního hospodářství (LOKVENC 2007).

Výrazné povodně a sesuvy z konce 19. století předznamenaly přehrazení vodních toků v horách důmyslným systémem hrazenářských děl (ŠTURSA 2009). V některých lokalitách pak v 19. a 20. století docházelo k zalesňování holí klečí a smrkem nepůvodní provenience (KOCIÁNOVÁ A KOL. 1995, ŠTURSA A WILD 2014). Násilné zprůtrhání vazeb tradičního hospodaření po roce 1945 znamenalo postupnou degradaci sekundárních horských luk i celého podhůří. Zavádění intenzifikace zemědělství, zalesňování primárních luk, používání chemicky nevhodných povrchů cest, intenzivní turismus a silná exploatace zdrojů znamenala mnoho problémů pro nově založený KRNAP v roce 1963 (BAŠTA 2013). Na konci 80. let 20. století vygradovala imisní kalamita, jejíž přímé i nepřímé dopady znamenaly výrazné zhoršení životního prostředí Krkonoš (BAŠTA 2013). Po roce 1990 jsou prováděny opatření za účelem zlepšení stavu životního prostředí (ŠTURSA 2013). Výrazně se zlepšil stav vod, lesů, ovzduší, půd, sekundárních luk, i management alpského bezlesí, které je z větší části bezzásahové.

4. DATA A METODY

4.1. Vymezení území

Výzkumná lokalita (obr. 25), kde probíhal sběr vzorků v průběhu vegetační sezóny 2017, se nachází na západním úbočí Malého Šišáku (1 423 m n. m.) v oblasti ekotonu horní hranice lesa v nadmořské výšce 1 370 m n. m. v I. zóně KRNAP.

Jedná se o návětrně orientovaný svah vzhledem k převažujícímu JZ až SZ proudění. Lokalita sběru vzorků o rozloze cca 3 000 m² a převládajícím sklonu 15 – 20° se nachází v souřadnicích 50° 45' 35,89" N, 15° 38' 42,33" E. Jednotlivé charakteristiky lokality jsou uvedeny v tab. 8.

geomorfologické členění	
provincie	Český masív
subprovincie	Krkonošsko-jesenická (Sudetská)
podsoustava	Krkonošská
celek	Krkonoše
podcelek	Krkonošské hřbety
geologie	Krkonošsko-jizerský pluton, žula
nadmořská výška	1 370 m n. m.
sklon	15 - 20 °
expozice	ZSZ
klimatická kategorie	CH4 (podle Quitta 1971)
půdy	podzol, ranker modální
vegetace	smrk ztepilý, borovice kleč, brusnice, smilka tuhá

Tab. 8: Charakteristiky výzkumné lokality

Maximální výška smrku ztepilého na ploše byla změřena na 6,6 m. Smrk se zde vyskytuje na hranici svého životního maxima. V křovinném patře dominuje borovice kleč, jejíž výška se pohybuje okolo 1,5 – 2 m, která místy vytváří souvislé porosty s vmíšenými smrky. Na prosvětlených holinách převládá brusnice borůvka s roztroušenými porosty metličky křivolaké a smilky tuhé.



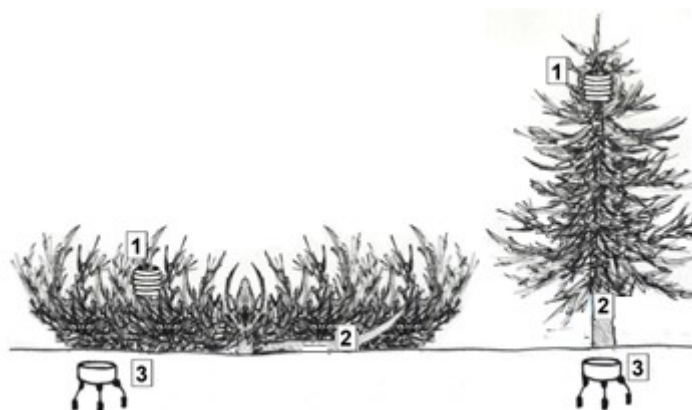
Obr. 25: Poloha výzkumné lokality, označena bílým obdélníkem (I), detail lokality a vybraných měřených dřevin v letním (II) a zimním období (III); (FOTO: AUTOR)

4.2. Mikroklimatické měření

4.2.1. Měřené charakteristiky

Na výzkumné lokalitě byly vždy v porostu smrku a kleče měřeny následující teplotní charakteristiky: (a) teplota půdy v hloubce 10 cm pod povrchem v zástínu koruny z důvodu nejhustší sítě jemné kořenové soustavy smrku v této hloubce; (b) teplota vzduchu při kmeni, měřená třemi jehlovými snímači pravidelně rozložené po kmeni a zapuštěné do borky a lýka, ve výšce 2 m nad povrchem; (c) teploty vzduchu při vzrostném vrcholu zhruba 1 m pod vrcholem u smrku a 0,75 cm pod nejvyššími ramety kleče (obr. 26). Teplota půdy a kmene byla u smrku měřena u 6 jedinců, teplota vzduchu při vzrostném vrcholu u 1 jedince. Teplota půdy a kmene u kleče byla měřena u 2 jedinců, stejně tak teplota vzduchu při vzrostném vrcholu. Teploty byly zaznamenávány v hodinových intervalech.

Teplotní poměry v okolí vzrostných vrcholů jsou důležité z hlediska primárního (výškového) růstu a z důvodu tvorby růstových hormonů – auxinu (ROSSI A KOL. 2009). Teplotní poměry půdy jsou důležité pro růst kmene a kořenové části (ROSSI A KOL. 2009).



Obr. 26: Schéma měření teplot vzduchu u vzrostlého vrcholu (1); teploty kmene (2); teploty půdy (3) borovice kleče (vlevo) a smrku ztepilého (vpravo), (převzato od TREML A KOL. 2019, UPRAVENO)

4.2.2. Měřicí zařízení

Teplotní charakteristiky kmene byly měřeny pomocí záznamových zařízení datalogger MicroLog T3 (I), jež dokáže zaznamenat teplotní charakteristiky v rozmezí od -40 do +60 °C s přesností $\pm 0,2$ °C, kapacitou 20 000 záznamů, pro tři záznamové kanály; teplotní charakteristiky půdy dataloggerem Minikin T (II), s teplotním rozhraním od -30 do +60 °C, s přesností $\pm 0,2$ °C, paměti na 60 000 záznamů, pro jeden záznamový kanál; teplotní charakteristiky teploty vzduchu v koruně stromu, ve dvou metrech nad zemí byly zaznamenávány pomocí dataloggeru Minikin RT (III), s teplotním rozhraním od -30 °C do +60 °C, s přesností $\pm 0,2$ °C, paměti na 60 000 záznamů, pro jeden záznamový kanál (EMS BRNO).

Všechny sledované veličiny byly měřeny v hodinových intervalech v průběhu roku 2017. Použitá záznamová zařízení jsou vyobrazena na obr. 27.



Obr. 27: Použitá záznamová zařízení – (I) Microlog T3; (II) Minikin T; (III) Minikin RT (EMS BRNO, PŘEVZATO OD KAŠPAR 2013, UPRAVENO)

4.2.3. Analýza mikroklimatu území

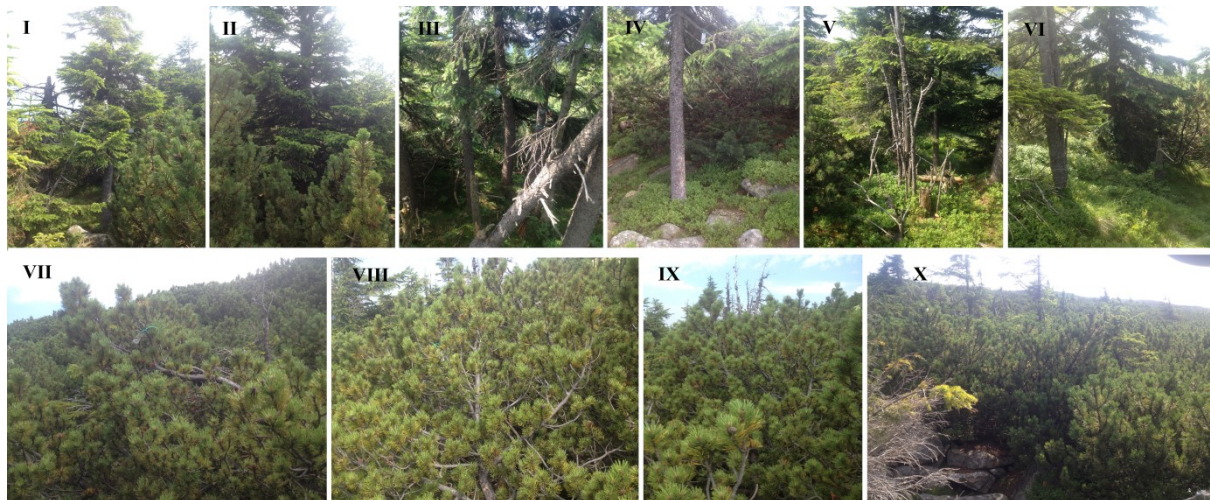
Hlavním cílem analýzy mikroklimatu je zjištění teplotních rozdílů mezi porosty smrku ztepilého a borovice kleče, a to u teplot půdy, kmene a teplot vzduchu u vzrostných vrcholů. Mikroklimaticky byl analyzován rok 2017, přičemž bylo zpracováno období korespondující s odběrem mikrovývrtů, tedy 14. 4. – 26. 10. 2017. Toto období bylo nazváno jako *vegetační období* 2017. Pro srovnávací mikroklimatickou charakteristiku byl zaveden pojem *vegetační sezóna*, která je v této práci vymezena obdobím 20. 5. – 26. 10. 2017.

Z naměřených denních dat byly spočteny pro teploty vzduchu u vzrostného vrcholu, teploty kmene a teploty půdy následující proměnné: průměrná měsíční teplota, průměrná minimální měsíční teplota, absolutní minimální teplota v měsíci, průměrná maximální měsíční teplota, absolutní maximální teplota v měsíci, průměrná amplituda teploty (rozdíl mezi denním teplotním maximem a minimem). Rozdíly mezi stromy a keři byly považovány za významné, pokud překračovaly hodnotu chyby měření ($\pm 0,2$ °C) a variabilitu mezi jedinci.

4.3. Analýza fenologie dřeva

4.3.1. Výběr jedinců a odběr vzorků

Pro analýzu fenologie dřeva vybráno 6 dominantních jedinců smrku ztepilého a 6 jedinců, ramet borovice kleče, každý jedinec z jiného polykormonu. Jedinci smrku byli vybíráni podle vzpřímeného vzrůstu s eliminací šavlovitého vzrůstu vrcholových zlomů. Vybraní jedinci smrku a kleče (obr. 28) byli v terénu označeni.



Obr. 28: Zkoumané dřeviny: (I) smrk 1; (II) smrk 2; (III) smrk 3; (IV) smrk 4; (V) smrk 5; (VI) smrk 6; (VII) kleč 1, 2; (VIII) kleč 3; (IX) kleč 4; (X) kleč 5, 6 (FOTO: AUTOR)

Procedura odběru vzorků byla provedena podle metodiky ROSSI A KOL. (2006A). Odběr vzorků byl prováděn v pravidelném intervalu 6 – 11 dní, kdy v jeden den byly společně odebrány vzorky smrku i kleče. Odběr vzorků probíhal od 14. 4. do 26. 10. 2017. Odběry mikrovývrtů byly prováděny pomocí nástroje Trephor (obr. 29) ve výšce 1 m \pm 20 cm nad bází kmene u smrku a na hlavním kmeni borovice kleč ve vzdálenosti 1,2 m \pm 30 cm od základny. Vzdálenost mezi jednotlivými vývrty vždy byla min 3 cm. Průměr mikrovývrtu odpovídal přibližně 1 mm při jejich délce 10 – 15 mm.

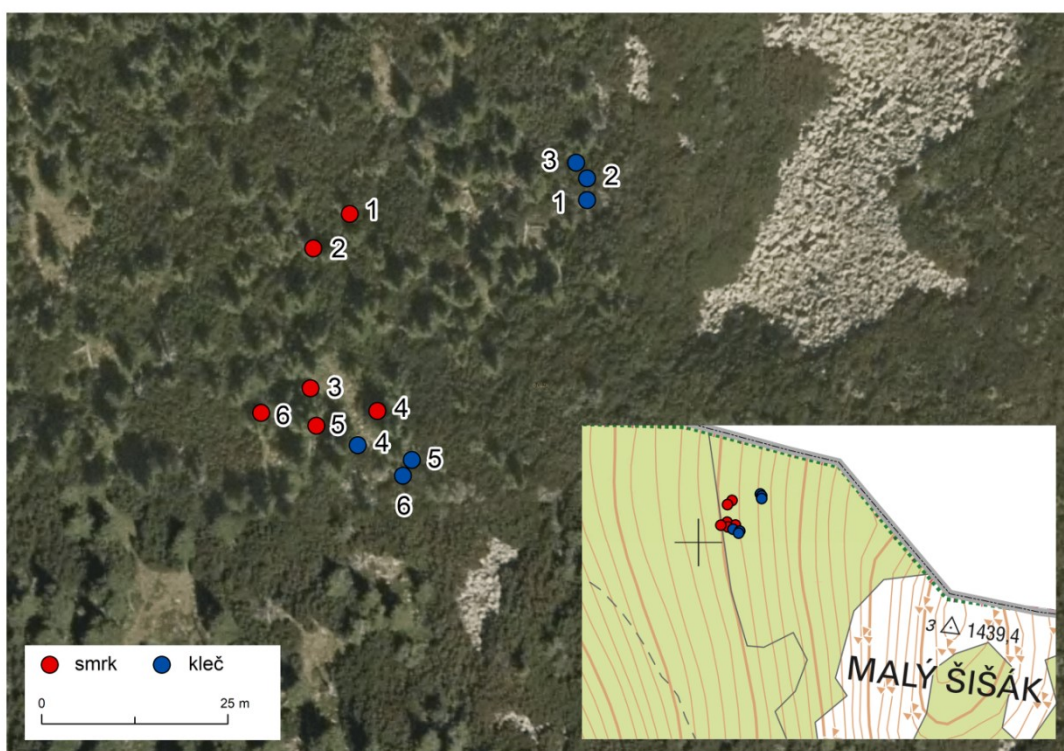
Mikrovývrty byly následně vloženy do epruvet, proti mechanickému poškození vzorků a následně zality fixačním roztokem FAA (formaldehyd a kyselina octová) a nejdéle do 48 hodin po odběru vzorků byly uloženy do chladicího zařízení. Nástroje potřebné k odběru mikrovývrtů jsou znázorněny na obr. 29.



Obr. 29: Použité nástroje k odběru mikrovývrtů – (I) *Trephor*; (II) *extractor*; (III) *palička*; (IV) *epruveta* (FOTO: AUTOR)

Každý vzorek obsahoval borku, floem, kambiální zónu, xylém aktuálního roku a jeden nebo více předchozích letokruhů.

Poloha jednotlivých jedinců smrku a kleče jsou znázorněny na obr. 30.

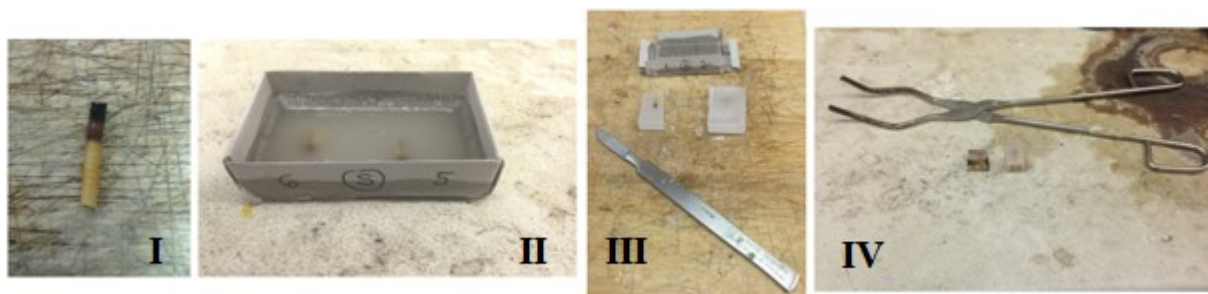


Obr. 30: Zkoumání jedinci smrku a kleče na výzkumné lokalitě (ARCDATA PRAHA 2018, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

4.3.2. Laboratorní příprava vzorků

Po vyjmutí vzorků z epruvet následovalo jejich zaříznutí o přebytečnou část borky a xylému. Pomocí binokulárního mikroskopu, se zvětšením 3x10, pod dopadajícím světlem byl označen příčný řez na podélné ose mikrovývrtu. Následně byly mikrovývrty připraveny na odvodnění vzestupnou alkoholovou řadou xylénem a zalití do parafínu podle následující procedury.

Po odvodnění vzorků alkoholovou řadou a převedení do parafínu ve zkumavkách, byly vzorky zality čistým parafínem o teplotě cca 65 °C do kartonových krabiček od zápalek, s označením příčného řezu směrem nahoru, a následně rychle zchlazeny na mrazicí desce. Po vytvrdnutí parafínu s mikrovývrty v krabičkách, byly skalpelem vyděleny parafínové bločky a následně nalepeny na předem připravené dřevné špalíčky, jak zachycuje obr. 31.



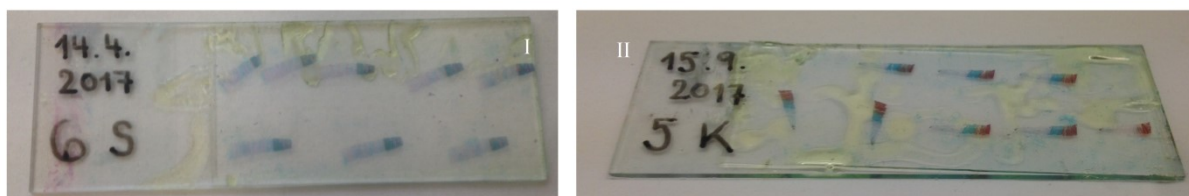
Obr. 31: Postup přípravy mikrovzorků v laboratoři: (I) mikrovývrt po vyjmutí z epruvet; (II) vzorky zalité v parafínu; (III) parafínové bločky; (IV) lepení na dřevné špalíčky (FOTO: AUTOR)

Připravené mikrovzorky byly poté nařezány pomocí mikrotomu na řezy o tloušťce 12 – 15 µm a položeny na podložní sklíčko ošetřené adhezivem *glycerin albumin*. Následně byly takto nařezané mikrovzorky zality destilovanou vodou, podložní sklíčka byla vložena na vyhřívací desku, předehřátou na 65 °C, kde byly ponechány po dobu minimálně 90 minut, pro důkladné narovnání a přichycení preparátů na podložní sklíčko (GÄRTNER A SCHWEINGRUBER 2013).

čas [min]	přípravek	čas [min]
120	Ethanol 70 %	5
120	Ethanol 70 %	-
90	Ethanol 90 %	5
90	Ethanol 90 %	-
90	Ethanol 96 %	5
90	Ethanol 100 %	-
90	Ethanol 100 %	5
90	Xylén	5
90	Xylén	5
90	Xylén	-
120	Parafín	-
120	Parafín	-

Tab. 9: Vzestupná (vlevo) a sestupná (vpravo) alkoholová řada (ROSSI A KOL. 2006B, UPRAVENO)

Vysušené preparáty byly posléze zavodněny sestupnou alkoholovou řadou a roztokem safraninu pro obarvení buněčných stěn lignifikujících buněk. Následně byly preparáty zality roztokem astra-modř-safranin (pro obarvení floému a nelignifikované části buněk xylému do zelenomodré barvy, dospělé buňky do červené barvy) v poměru 1:1 po dobu minimálně 5 minut a odvodněny sestupnou alkoholovou řadou a xylénem s polovičními časovými údaji než při zavodnění (tab. 9). Následně byly preparáty zality kanadským balzámem, překryty krycím sklíčkem a vytvrzeny v předehřáté peci na 65 °C na minimálně 6 hodin pro vytvoření trvalého preparátu (obr. 32).

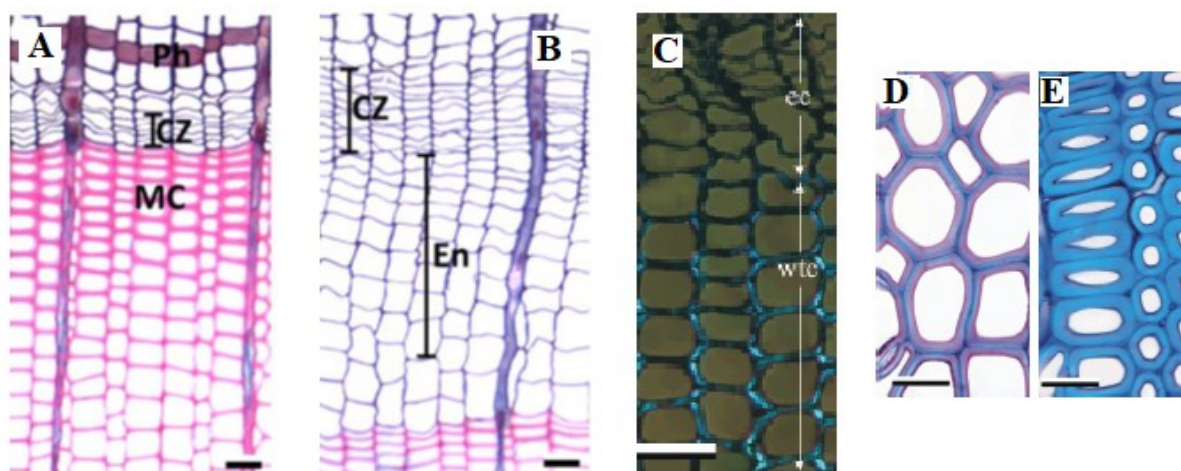


Obr. 32: Trvalý preparát smrku (I) a kleče (II)

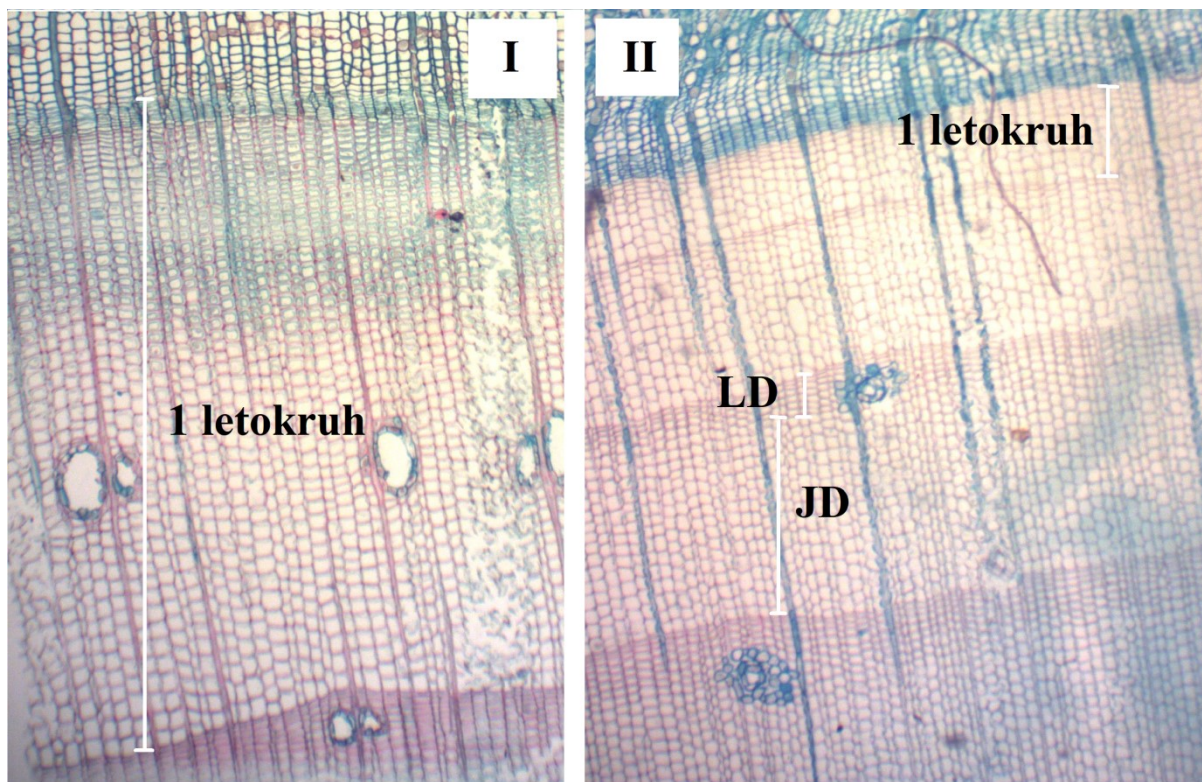
4.3.3. Analýza fenofází dřeva

Laboratorní analýza vzorků probíhala s pomocí binokulárního mikroskopu, pod procházejícím světlem, se zvětšením 400-500x. Jednalo se o počítání buněk xylému v jednotlivých fázích vývoje. Buňky byly počítány v následujících pěti kategoriích, podle ROSSI A KOL. (2006B): (CZ) buňky kambiální zóny; (EN) zvětšující se buňky; (WT) buňky druhotně tloustnoucí, lignifikující; (MC) buňky dospělé; (YC) buňky v předchozím letokruhu, jak ukazuje obr. 33, 34.

Kritériem pro zařazení do skupiny: (CZ) byla minimálně dvojnásobná velikost oproti kambiálním buňkám v podélném směru; (WT) jejichž rozlišení probíhalo s pomocí polarizačního filtru, kdy lignifikující buněčné stěny světélkovaly; (MC) jejichž buněčné stěny byly sytě červené, jako důsledek reakce ligninu se safraninem, a lumen byl zcela bez protoplastu (GRYC A KOL. 2011). Byly odečítány vždy tři radiální řady buněk CZ, EN, WT, MC, YC, ze kterých byl vypočten aritmetický průměr.



Obr. 33: Příčný řez letokruhem smrku ztepilého znázorňující fenologické fáze. (A) *floém* (Ph) a zcela vytvořený letokruh s *kambialní zónou* (CZ) a *zralými buňkami xylému předchozího letokruhu* (MC); (B) *tvořící se dřevo* v první polovině vegetačního období se *zvětšujícími se buňkami* (En); (C) rozdíl mezi *zvětšujícími se buňkami* (En) a *lignifikujícími buňkami* (Wt) pod polarizačním světlem; (D) *lignifikující buňky* (Wt) *jarního dřeva*; (E) *dospělé buňky* (M) *letního dřeva*. Měřítka 10 μ m (A – B), 20 μ m (C – E), (převzato od TREML 2016A, ROSSI A KOL. 2006B, UPRAVENO)



Obr. 34: Příčný řez letokruhem smrku (I) a kleče (II) z jednoho odběru (9. 10. 2017), rozdíly počtu vytvořených dospělých buněk; (JD) *jarní dřevo*, (LD) *letní dřevo*

4.3.4. Determinace jednotlivých fenofází tvorby dřeva

Počátek kambiální aktivity znázorňuje termín odběru, kdy došlo k výraznému nárůstu buněk v kambiu oproti minulému odběru, překračující směrodatnou odchylku počtu buněk v termínech stádia dormance (ROSSI A KOL. 2007). Počátky jednotlivých fází xylogeneze byly určeny na den odběru, kdy došlo u všech mikrosond k vytvoření alespoň jedné buňky reprezentující daný typ fenofáze. Vrchol jednotlivé fáze byl určen jako období mezi odběry, kdy buňky přesáhly hodnotu třetího kvantilu počtu buněk pro danou fázi. Délka jednotlivých fenofází byla určena jako rozdíl konce (výraznější pokles počtu buněk) a počátku fenofáze. Konec aktivity je indikován poklesem počtu buněk oproti minulému odběru překračující směrodatnou odchylku počtu buněk v termínech stádia dormance (ROSSI A KOL. 2007). Počátek fáze zvětšujících se buněk byl indikován výskytem první řady zvětšujících se buněk. Jednotlivé fáze byly považovány za aktivní, pokud u > 50 % stromů/keřů se objevily přírůsty buněk.

Celkový počet buněk byl vypočítán jako součet jednotlivých typů buněk v jednom odběru. Byl analyzován i rozdíl počtu buněk mezi jednotlivými odběry. To bylo počítáno podle rovnice: $y = -0,00003x^3 + 0,0088x^2 - 0,256x + 7,1804$ (smrk) a rovnice: $y = -0,000009x^3 + 0,0019x^2 - 0,0033x + 3,3941$ (kleč).

Průměrný počet buněk vytvořený za 1 den byl vypočten jako rozdíl průměrně vytvořených buněk mezi aktuálním a předchozím odběrem a podílem počtu dní mezi jednotlivými odběry. Den maximální produkce buněk byla stanovena podle hodnoty nejvyššího přírůstku buněk $(cz+en+wt+mc)/den$ a vztahoval se k období mezi jednotlivými odběry.

Pro analýzu mikroklimatu smrku a kleče byly počítány tři denní průměry, tj. průměrná teplota 1 den před daným odběrem; 3 denní průměry, tj. průměrná teplota 3 dny před daným odběrem a 6 denní průměry, tj. průměrná teplota 6 dní před daným odběrem. Prahové hodnoty počátku tvorby dřeva reprezentovanou prvními novými buňkami v kambiální zóně a zóně zvětšujících se buněk byly vypočteny jako 1, 3 nebo 6 denní průměry před zahájením jednotlivé fenologické fáze u teploty vzduchu vzrostného vrcholu a půdy. Hodnoty prahových teplot byly porovnány mezi stromy a keři, chyba měření byla $\pm 0,2$ °C.

Období tvorby dřeva, tj. od počátku kambiální aktivity do ukončení fáze lignifikujících buněk bylo pojmenováno jako *období růstu*.

4.3.5. Retrospektivní analýza letokruhů

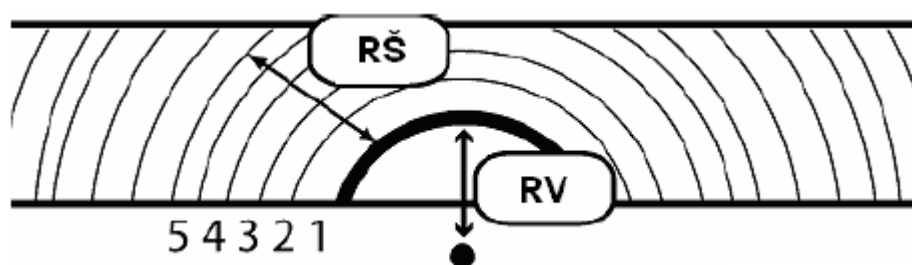
Na konci vegetačního období byl z každého jedince smrku a kleče odebrán vývrt pomocí Presslerova nebozezu pro zjištění věku dřevin a šířky jejich letokruhu. Obvod kmene smrků byl měřen v 1 m výšky stromu od báze a obvod kmene kleče byl měřen ve vzdálenosti 1 m od základny na hlavní větvi, rametě. Navíc byly pro jednotlivé stromy změřeny jejich výšky, u kleče délka hlavní ramety, prostřednictvím výškoměrné latě, metru či ručního výškoměru a obvod kmene.

Následně byly vývrty nalepeny cévicemi kolmo na lištu a zbrúšeny pro zvýraznění letokruhů (obr. 35).



Obr. 35: Vývrty smrku a kleče připravené k analýze letokruhů

U vývrtů, které neprochází přímo dřením stromu či větve kleče, byl odhadnut počet zbývajících letokruhů dle metodiky BATTLORE A GUTIÉRREZ (2008). Dopotčení chybějících letokruhů probíhá přiložením fólie s různou šířkou letokruhů, která se napasuje na poslední letokruh na vývrtu a dopočítají se zbývající letokruhy k jádru, obr. 36. Šířka letokruhů (s citlivostí 0,003 mm) a věk jedinců byl změřen na posuvném stole TimeTable a v programu PAST4.



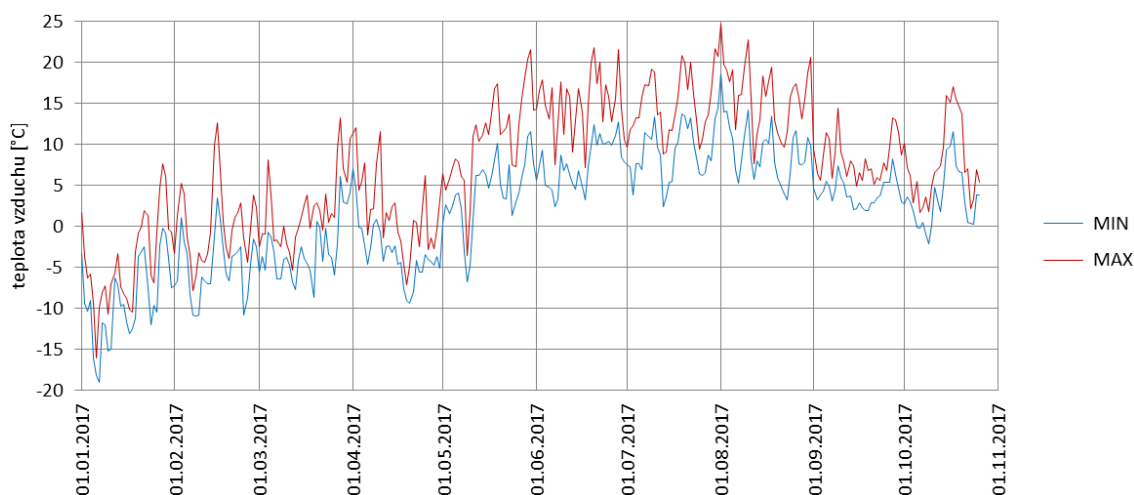
Obr. 36: Schéma šablony k dopotčení chybějících letokruhů – RV radiální vzdálenost, RŠ – radiální šířka, průměrná šířka prvních 5 letokruhů (JUNGROVÁ 2011)

5. VÝSLEDKY

5.1. Mikroklima lokality

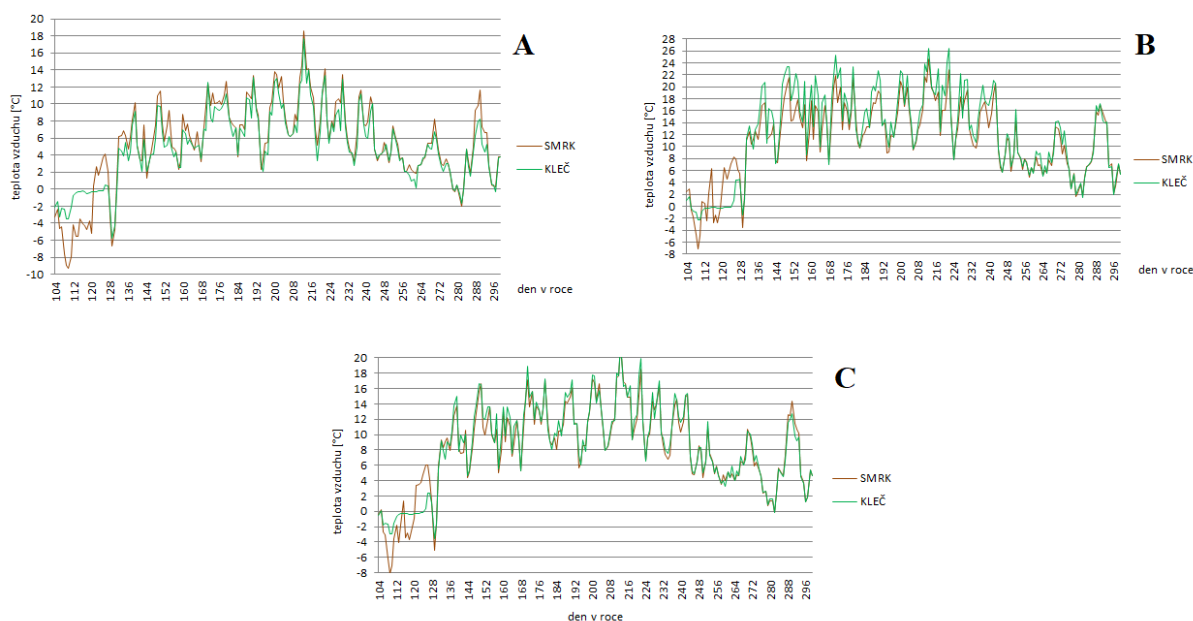
5.1.1. Teplota vzduchu

Na základě teplot vzduchu u vzrostowného vrcholu smrku nastalo nejchladnější období zimy na počátku roku 2017, kdy denní minima klesla až na $-19\text{ }^{\circ}\text{C}$. Zimu dále provázelo střídání teplejších a chladnějších období. Na přelomu března a dubna nastalo delší teplé období, které v polovině dubna vystřídal vpád studeného vzduchu s denními minimy až $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Další výrazný vpád studeného vzduchu následoval v první polovině května. Poté už denní minima neklesla pod $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, naopak denní maxima od počátku června do konce srpna pravidelně atakovala $20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Denní minima a maxima teploty vzduchu u vzrostowného vrcholu smrků jsou znázorněna na obr. 37.



Obr. 37: Denní chod minimálních a maximálních teplot vzduchu u vzrostowných vrcholů smrku v roce 2017 (neúplná data)

Nejteplejší měsíc vegetačního období 2017 u vzrostowného vrcholu smrku byl s průměrnou teplotou $12,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ srpen. Velmi teplý měsíc, kdy průměrná teplota překonala $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, byl červenec s teplotou $11,64\text{ }^{\circ}\text{C}$ a červen s teplotou $11,16\text{ }^{\circ}\text{C}$. V dubnu pokračovalo zimní počasí, průměrná teplota činila $-2,86\text{ }^{\circ}\text{C}$. Následovalo teplé jaro, velmi teplé léto a chladnější začátek podzimu. Poslední mrazový den byl zaznamenán v květnu, naopak první až v říjnu. Absolutní minimální teplota $-9,35\text{ }^{\circ}\text{C}$ byla naměřena v dubnu, absolutní maximální teplota $24,71\text{ }^{\circ}\text{C}$ v srpnu. Průměrné denní amplitudy teplot se pohybují v rozmezí $4 - 7,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Mikroklimatické charakteristiky jsou znázorněny na obr. 38, 39, 40 a tab. 10.

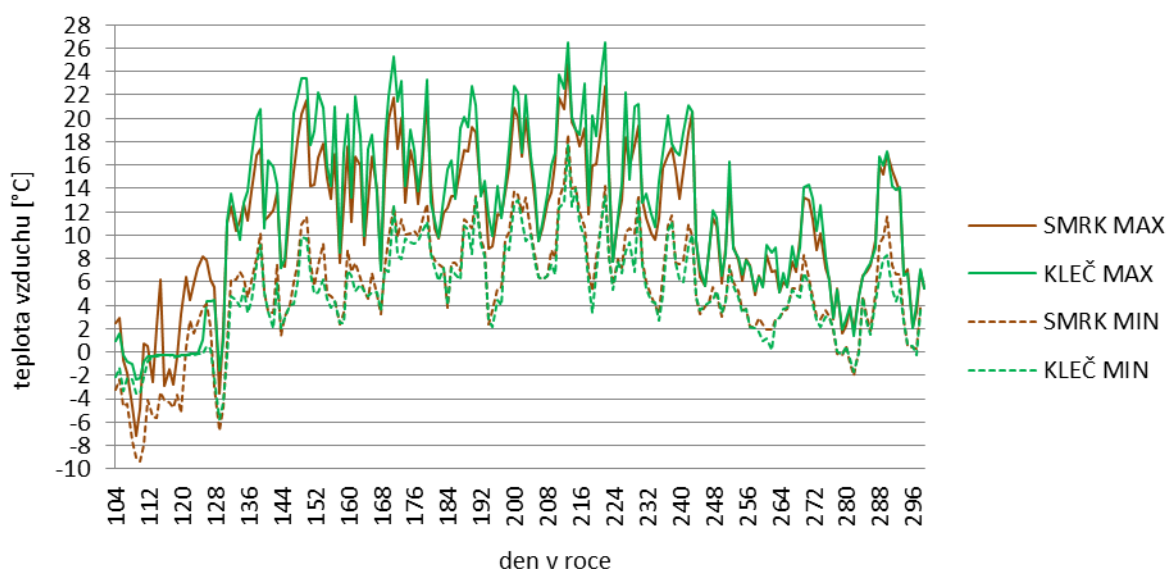


Obr. 38: Denní chod *minimálních* (A), *maximálních* (B) a *průměrných* (C) teplot vzduchu ve vegetačním období 2017

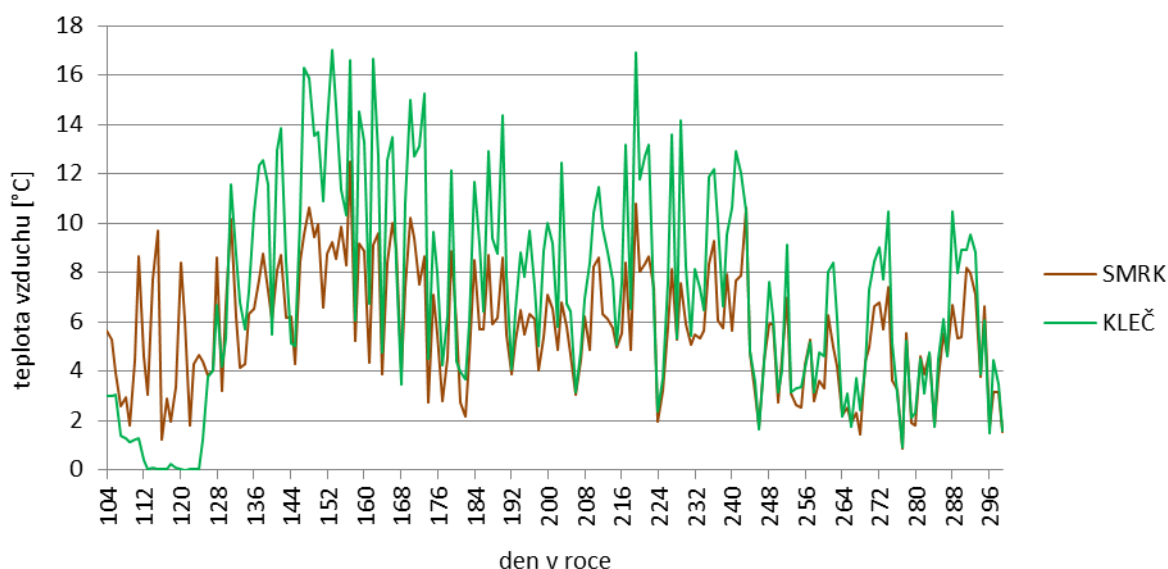
měsíc	průměrná měsíční teplota		průměrná minimální teplota		absolutní minimální teplota		průměrná maximální teplota		absolutní maximální teplota		průměrná amplituda teplot	
	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč
Duben (od 14.4.)	-2,86	-0,98	-5,25	-1,42	-9,35	-3,53	-0,64	-0,45	6,23	1,62	4,61	0,97
Květen	7,16	6,19	4,18	2,96	-6,73	-5,72	10,73	10,83	21,57	23,38	6,56	7,87
Červen	11,16	11,13	7,59	6,66	2,35	2,49	15,00	17,22	21,82	25,24	7,41	10,56
Červenec	11,64	11,48	8,93	8,11	2,34	2,11	14,80	16,31	21,72	23,79	5,87	8,20
Srpen	12,60	13,08	9,26	8,42	3,19	2,73	15,95	17,74	24,71	26,50	6,69	9,32
Září	5,86	5,76	4,15	3,80	1,90	0,15	8,22	8,75	14,43	16,23	4,07	4,96
Říjen (do 26.10.)	5,37	4,94	3,31	2,68	-2,07	-1,66	7,70	7,84	17,02	17,14	4,39	5,16

Tab. 10: Teplotní charakteristiky teploty vzduchu ve vegetačním období 2017 – smrk, kleč

Nejteplejší měsíc vegetačního období 2017 u vzrostného vrcholu kleče byl s průměrnou teplotou 13,08 °C srpen. Velmi teplé bylo celé léto, průměrná teplota vzduchu v červnu činila 11,13 °C a v červenci 11,48 °C. V dubnu pokračovalo zimní počasí, průměrná teplota činila -0,98 °C. V květnu ablaci sněhové pokrývky pokročila a pravděpodobně 6. května se vzrostné vrcholy kleče dostaly nad sněhovou pokrývkou, nebo byla sněhová pokrýвка minimální. Absolutní minimální teplota -5,72 °C byla naměřena v květnu, po ablaci sněhové pokrývky a následném ochlazení, kdy již nebyl vzrostný vrchol pod sněhovou pokrývkou. Absolutní maximální teplota 26,5 °C byla naměřena v srpnu. Průměrné denní amplitudy teplot se pohybují v rozmezí 5 – 10,5 °C, pokud není započten vliv sněhové pokrývky. Mikroklimatické charakteristiky jsou znázorněny na obr. 38, 39, 40 a tab. 10.



Obr. 39: Srovnání denních maximálních (MAX) a minimálních (MIN) teplot vzduchu ve vegetačním období 2017



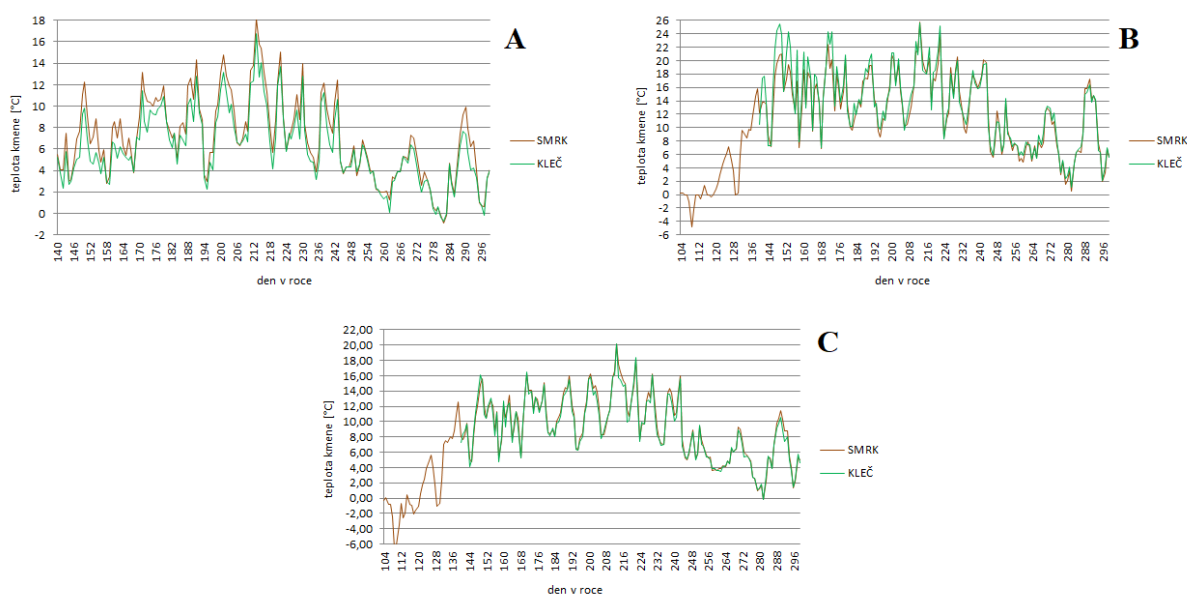
Obr. 40: Srovnání denních amplitud teplot vzduchu ve vegetačním období 2017

Teplotní charakteristiky smrku a kleče jsou v případě průměrné teploty vzduchu u vzrostného vrcholu podobné. U kleče jsou výrazně vyšší teploty v dubnu, což je způsobeno přítomností dostatečně mocné sněhové pokrývky, která dosahovala nad vzrostný vrchol kleče. V první polovině vegetačního období byly teploty vzduchu smrku nepatrně vyšší než u kleče. U kleče byly zaznamenány nižší průměrné minimální teploty o 0,5 – 1 °C než u smrku a zároveň vyšší průměrné maximální teploty, vyjma období sněhové pokrývky, o 1 – 2 °C. Nejvyšší rozdíly byly zaznamenány v letním období. Z měření je tedy patrný vyšší rozdíl mezi klečí a smrkem v průměrných maximálních než minimálních teplotách. Nejvyšší rozdíl

mezi keři a stromy byl v naměřených průměrných denních amplitudách teplot, které byly nejvyšší v letním období a činily až 3 °C ve prospěch kleče. Je zde zcela patrný vliv radiace na teplotu vrstvy vzduchu při aktivním povrchu smrku a kleče. Největší amplitudy kleče jsou zaznamenány v první třetině vegetačního období.

5.1.2. Teplota kmene

Nejteplejší měsíc teploty kmene smrku vegetačního období 2017 byl s průměrnou teplotou 12,75 °C srpen. Průměrné teploty nad 10 °C vystoupily i v červnu (11,19 °C) a v červenci (11,58 °C). Výrazný pokles teplot je zaznamenán v září. Absolutní minimální teplota -8,0 °C byla naměřena v dubnu, absolutní maximální teplota 25,77 °C v srpnu. Průměrné denní amplitudy teplot se pohybují v rozmezí 2,5 – 7,5 °C s maximální hodnotou v červnu. Mikroklimatické charakteristiky jsou znázorněny na obr. 41, 42, 43 a tab. 11.

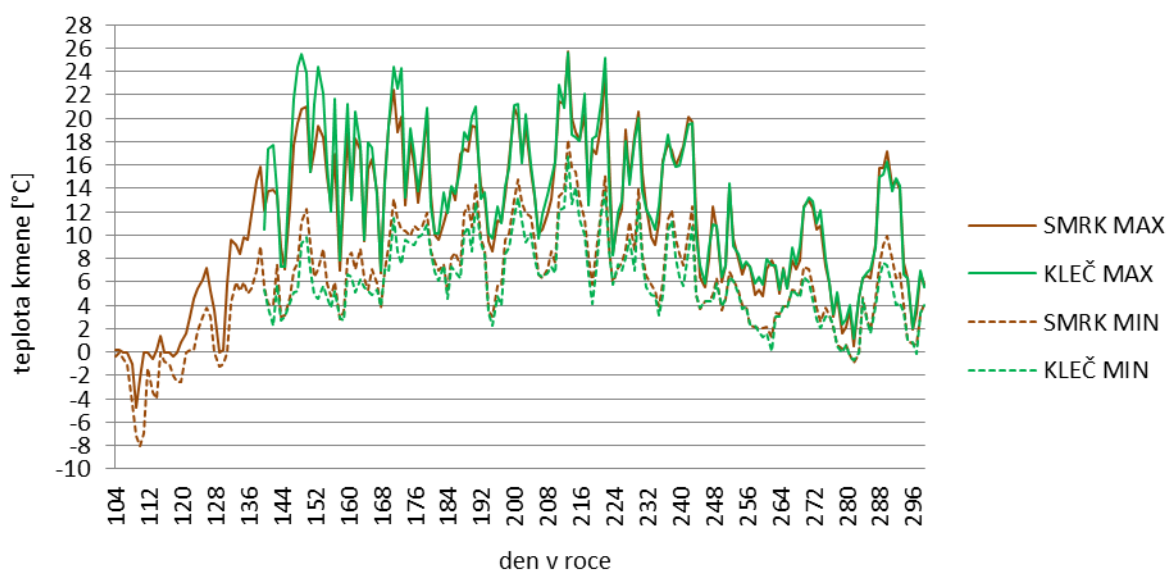


Obr. 41: Denní chod *minimálních* (A), *maximálních* (B) a *průměrných* (C) teplot kmene ve vegetačním období 2017

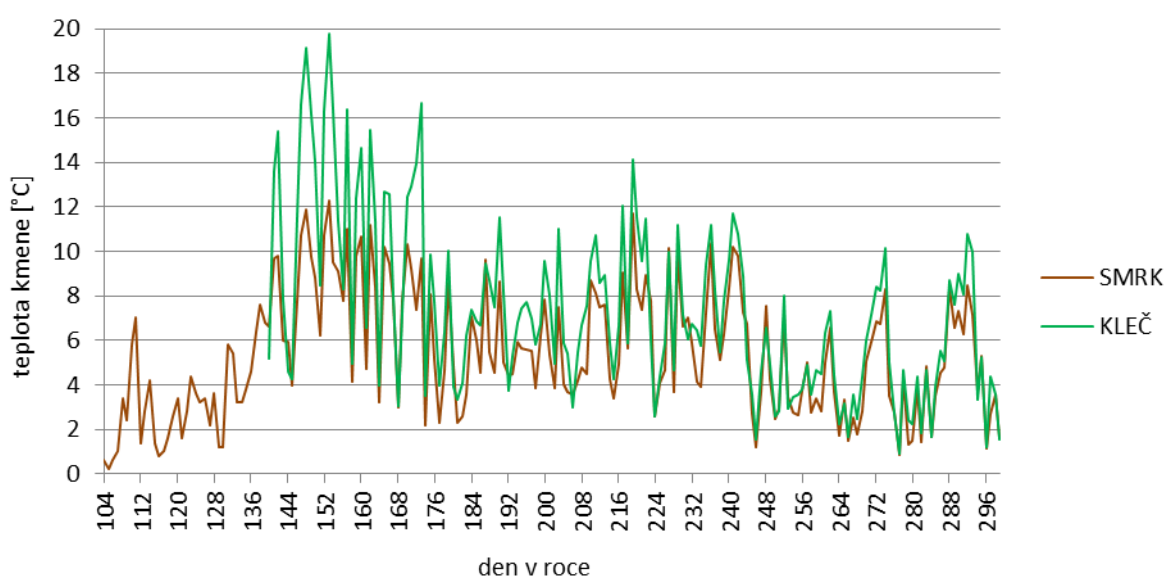
měsíc	průměrná měsíční teplota		průměrná minimální teplota		absolutní minimální teplota		průměrná maximální teplota		absolutní maximální teplota		průměrná amplituda teplot	
	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč
Duben (od 14.4.)	-1,85	-	-2,73	-	-8,00	-	-0,36	-	1,40	-	2,36	-
Květen (od 20.5.)	6,84	9,85	4,40	5,29	-1,20	2,30	9,93	16,70	21,03	25,49	5,52	11,40
Červen	11,19	11,01	7,92	6,65	2,82	2,74	15,43	16,85	22,40	24,38	7,51	10,20
Červenec	11,58	11,25	9,22	8,13	2,99	2,28	14,78	15,34	21,43	22,87	5,56	7,21
Srpen	12,75	12,28	9,78	8,60	3,87	3,11	16,63	16,68	25,77	25,65	6,86	8,07
Září	5,95	5,82	4,27	3,97	1,31	0,10	8,23	8,51	13,94	14,43	3,96	4,55
Říjen (do 26.10.)	5,07	4,85	3,35	2,73	-0,88	-0,70	7,55	7,67	17,22	16,33	4,20	4,94

Tab. 11: Teplotní charakteristiky teploty kmene ve vegetačním období 2017 – smrk, kleč

Nejteplejší měsíc teploty kmene kleče vegetačního období 2017 byl s průměrnou teplotou 12,28 °C srpen. Průměrné teploty nad 10 °C vystoupily v červnu (11,01 °C) a v červenci (11,25 °C). Vzhledem k absenci měření v dubnu tak chybí relevantní údaj o absolutním minimu. Absolutní maximální teplota 25,65 °C byla neměřena v srpnu. Denní minima a maxima jsou silně nevyrovnané, a to především na počátku vegetačního období. Průměrné denní amplitudy teplot se pohybují v rozmezí 4,5 – 11,5 °C s maximální hodnotou v květnu, což je ale ovlivněno neúplností dat. Mikroklimatické charakteristiky jsou znázorněny na obr. 41, 42, 43 a tab. 11.



Obr. 42: Srovnání denních maximálních (MAX) a minimálních (MIN) teplot kmene ve vegetačním období 2017



Obr. 43: Srovnání denních amplitud teplot kmene ve vegetačním období 2017

Teplotní charakteristiky smrku a kleče jsou v případě průměrné teploty kmene podobné. Měření u kleče probíhalo až od 20. května. Po celé vegetační období byly průměrné teploty vzduchu smrku nepatrně vyšší než u kleče. Průměrné minimální teploty kleče byly v letním období o 0,5 – 1 °C nižší než u smrku. Průměrná maximální teplota kleče byla po celé vegetační období o 1,5 – 2 °C vyšší oproti smrku. Nejvyšší rozdíly byly zaznamenány v letním období, na podzim byly rozdíly minimální. Z měření je tedy patrný vyšší rozdíl mezi klečí a smrkem v průměrných maximálních než minimálních teplotách. Nejvyšší rozdíl mezi keři a stromy byl v naměřených průměrných denních amplitudách teplot, které byly nejvyšší na počátku vegetačního období a činily až 3 °C ve prospěch kleče.

5.1.3. Teplota půdy

Nejteplejší měsíc teploty půdy, kořenové zóny smrku vegetačního období 2017 byl s průměrnou teplotou 11,13 °C srpen. Vzhledem ke sněhové pokrývce, která zde roztála pravděpodobně 14. května, jsou teploty půdy do tohoto data v těsné blízkosti nuly. Průměrné denní amplitudy teplot jsou velice vyrovnané a nepřesahují 1 °C. Mikroklimatické charakteristiky jsou znázorněny na obr. 44, 45, 46 a tab. 12.

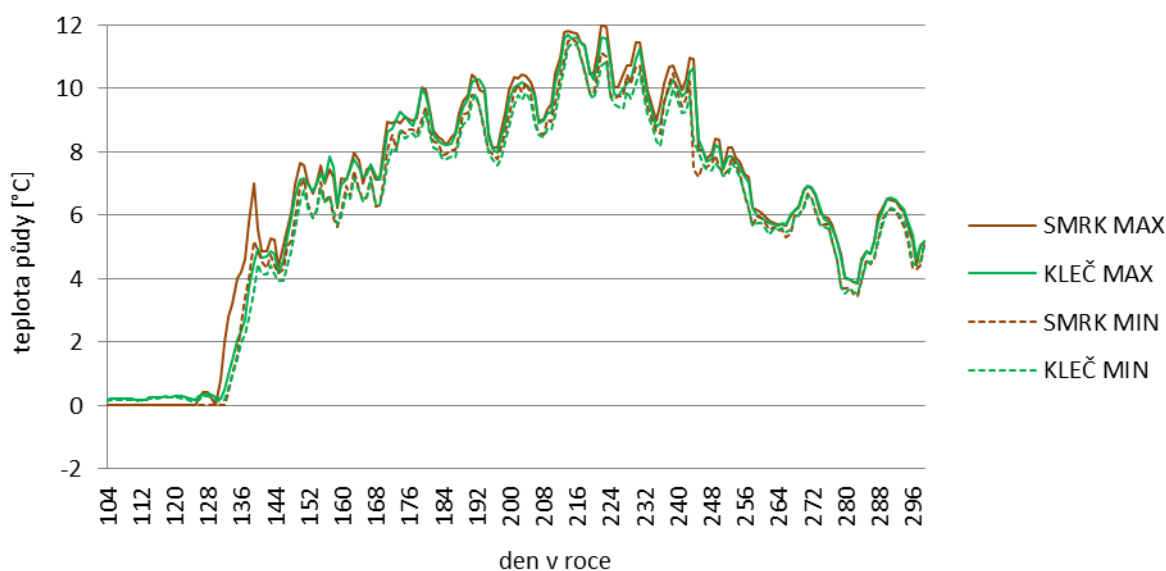


Obr. 44: Denní chod *minimálních* (A), *maximálních* (B) a *průměrných* (C) teplot půdy ve vegetačním období 2017

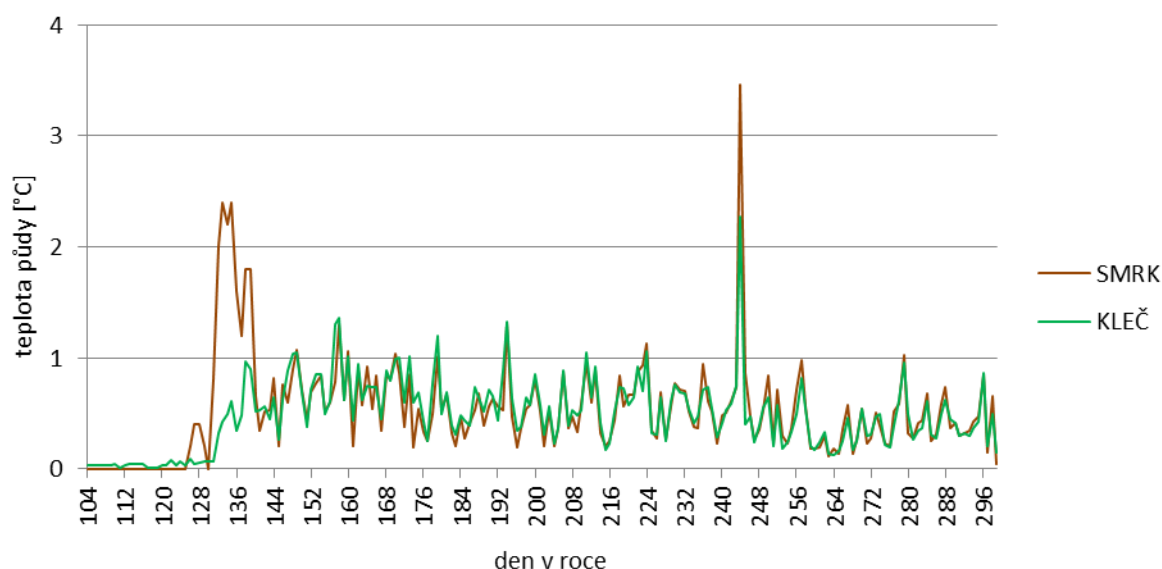
měsíc	průměrná měsíční teplota		průměrná minimální teplota		absolutní minimální teplota		průměrná maximální teplota		absolutní maximální teplota		průměrná amplituda teplot	
	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč
Duben (od 14.4.)	0,00	0,21	0,00	0,19	0,00	0,13	0,00	0,22	0,00	0,29	0,00	0,03
Květen	3,42	2,53	2,57	2,36	0,00	0,13	3,37	2,77	7,63	7,17	0,80	0,41
Červen	8,52	7,49	7,29	7,19	5,61	5,71	7,97	7,95	10,01	9,98	0,68	0,76
Červenec	9,86	8,95	8,92	8,71	7,76	7,57	9,43	9,29	10,97	10,71	0,51	0,58
Srpen	11,13	10,12	10,16	9,87	8,58	8,19	10,74	10,45	12,00	11,70	0,58	0,58
Září	6,79	6,76	6,56	6,57	5,31	5,40	7,06	6,98	10,91	10,65	0,50	0,42
Říjen (do 26.10.)	5,15	5,11	4,88	4,91	3,42	3,51	5,32	5,33	6,52	6,54	0,43	0,42

Tab. 12: Teplotní charakteristiky teploty půdy ve vegetačním období 2017 – smrk, kleč

Nejteplejší měsíc teploty půdy, kořenové zóny kleče vegetačního období 2017 byl s průměrnou teplotou 10,12 °C srpen. Sněhová pokrývka roztála (podle dat z teplot půdy u smrku a kleče) pravděpodobně 14. května. Průměrné denní amplitudy teplot jsou velice vyrovnané a nepřesahují 1 °C. Mikroklimatické charakteristiky jsou znázorněny na obr. 44, 45, 46 a tab. 12.



Obr. 45: Srovnání denních maximálních (MAX) a minimálních (MIN) teplot půdy ve vegetačním období 2017



Obr. 46: Srovnání denních amplitud teplot půdy ve vegetačním období 2017

Průměrné teploty půdy jsou o 1 – 1,5 °C nižší u kleče než u smrku. Ostatní teplotní charakteristiky půdy smrku a kleče jsou téměř totožné. Denní amplitudy průměrných teplot půdy byly minimální, pohybovaly se v rozmezí 0,5 – 1 °C u smrku i kleče. Výraznější peak u amplitudy průměrných teplot půdy byl zaznamenán na počátku září, kdy dosáhl hodnoty 3,5 °C (smrk) a 2,2 °C (kleč), což je pravděpodobně dáno stahováním dat z loggerů.

Průměrné teploty vzduchu u vzrostného vrcholu, kmene a půdy jsou vyšší (maximálně o 0,5 °C) u stromů než u keřů. Minimální teploty vzduchu u vzrostného vrcholu a kmene jsou nižší u keřů, maximální teploty vzduchu u vzrostného vrcholu a kmene jsou nižší u stromů, rozdíly činí až 1,35 °C. Teplotní charakteristiku průměrných, průměrných minimálních a maximálních teplot vegetační sezóny 2017 znázorňuje tab. 13.

	průměrná teplota vzduchu	průměrná minimální teplota vzduchu	průměrná maximální teplota vzduchu	průměrná teplota kmene	průměrná minimální teplota kmene	průměrná maximální teplota kmene	průměrná teplota půdy
smrk	9,51	6,71	12,60	9,48	7,00	12,85	8,25
kleč	9,37	5,99	13,95	9,24	6,07	13,45	7,57

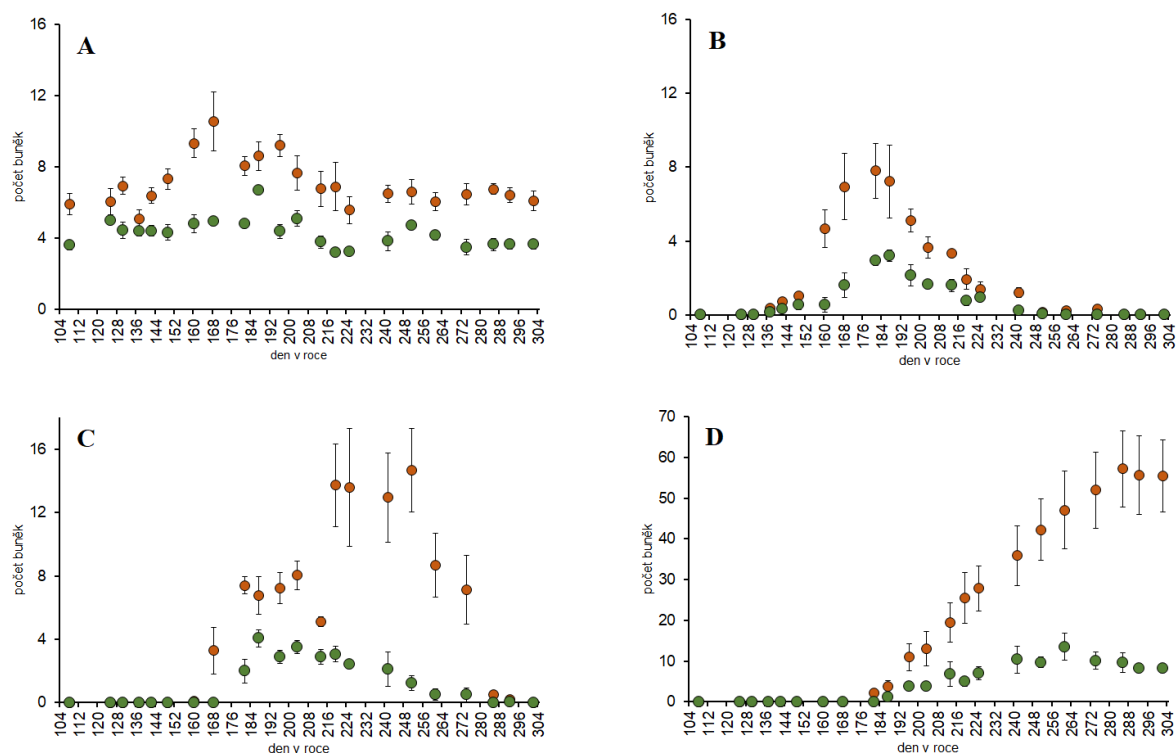
Tab. 13: Teplotní charakteristiky smrku a kleče za období 20. 5. – 26. 10. 2017

5.2. Fenologie dřeva

5.2.1. Vegetační období 2017

První nové kambiální buňky smrku byly pozorovány 14. 5. 2017 (133. den v roce, dále jen DOY), avšak pouze u 4 jedinců. U všech jedinců smrku byly nalezeny až 19. 5. 2017 (138 DOY). První nové kambiální buňky kleče byly pozorovány 14. 5. 2017 (133 DOY), pouze u jednoho keře. Polovina jedinců, resp. ramet keřů vykazovala nové kambiální buňky 19. 5. 2017 (138 DOY), avšak u všech keřů byly zaznamenány až 26. 5. 2017 (145 DOY). Počátek vrcholu fáze byl u smrku zahájen 10. 6. 2017 (160 DOY), u kleče 18. 6. 2017 (168 DOY). Vrchol kambiální aktivity nastal u smrku 18. 6. 2017 (168 DOY), u kleče 8. 7. 2017 (188 DOY). Konec vrcholu fáze byl zaznamenán u smrku 19. 7. 2017 (199 DOY), u kleče 19. 7. 2017 (199 DOY). První zvětšující se buňky u všech jedinců smrku byly nalezeny 26. 5. 2017 (145 DOY), u kleče 14. 6. 2017 (164 DOY). Vrcholu dosáhly u smrku 4. 7. 2017 (184 DOY), u kleče 8. 7. 2017 (188 DOY). Poslední zvětšující se buňky byly nalezeny u smrku 5. 9. 2017 (247 DOY), u kleče 26. 8. 2017 (237 DOY). První lignifikující buňky se objevily u smrku 14. 6. 2017 (164 DOY), u kleče 27. 6. 2017 (177 DOY), vrcholu dosáhly u smrku 8. 9. 2017 (250 DOY), u kleče 8. 7. 2017 (188 DOY). Poslední lignifikující buňky byly pozorovány u smrku 28. 9. 2017 (270 DOY), u kleče 15. 9. 2017 (257 DOY). První dospělé buňky xylému vznikly u smrku 3. 7. 2017 (183 DOY), u kleče 3. 7. 2017 (183 DOY). Načasování jednotlivých fází je uvedeno v tab. 14, 15, 16 a na obr. 48. Vztah jednotlivých fenofází a průměrné teploty vzduchu a půdy pro smrk a kleč je znázorněn na obr. 49 – 52.

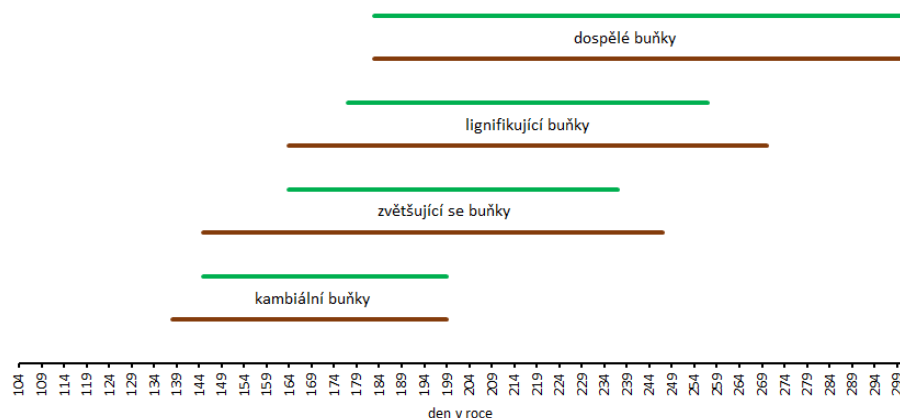
Ve všech fenofázích vzniklo u smrku více buněk. Rozdíly byly i výrazné, což je patrné u lignifikujících a dospělých buněk. Rozdíly byly zaznamenány i v počtu buněk mezi jednotlivými jedinci smrku a kleče. Zatímco všechny zkoumané keře měly minimální rozdíly v počtu buněk, mezi jedinci smrku byl výrazný rozptyl počtu buněk, což se pravděpodobně odráží v mírně odlišných růstových a stanovištních podmínkách. Počty buněk v jednotlivých fenofázích jsou znázorněny na obr. 47.



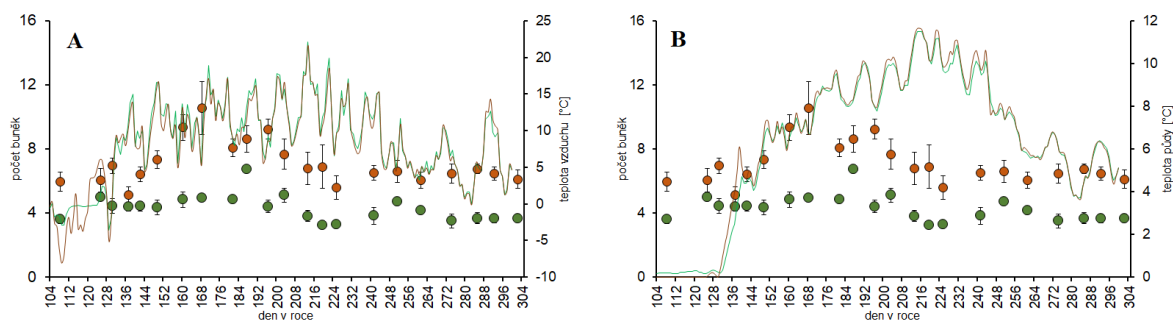
Obr. 47: Počet buněk v jednotlivých fázích buněčné diferenciace: (A) *kambiální buňky*; (B) *zvětšující se buňky*; (C) *lignifikující buňky*; (D) *dospělé buňky*. Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč

Kambiální aktivita byla zahájena dříve u smrku, konec fáze byl pro smrk i kleč totožný. Výrazně dřívější nástup a pozdější konec u smrku oproti kleči byl zaznamenán u zvětšujících se buněk. Tento trend je patrný i u lignifikujících se buněk, naopak délka trvání u dospělých buněk smrku a kleče je totožná.

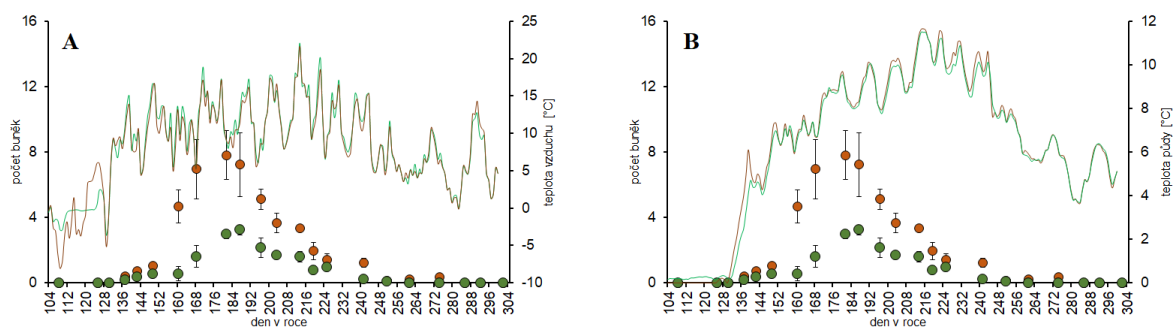
Kambiální aktivita trvala průměrně 62 dní – smrk, 55 dní – kleč; doba zvětšování buněk 103 dní – smrk; 74 dní – kleč; doba lignifikace 107 dní – smrk; 81 dní – kleč. Dospělé buňky se vytvářely 118 dní – smrk; 118 dní – kleč, jak ukazuje obr. 47. Celkové období růstu smrku trvalo 130 dní, kleče 105 dní.



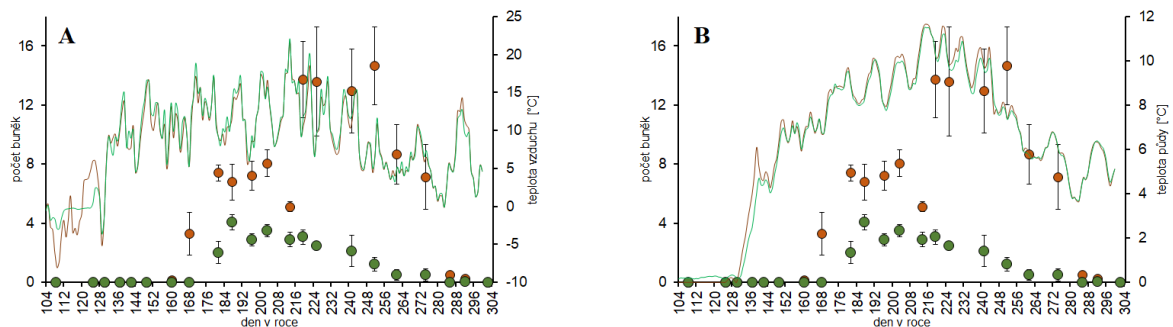
Obr. 48: Načasování fenologických fází ve vegetačním období 2017, hnědě je znázorněn smrk, zeleně kleč.



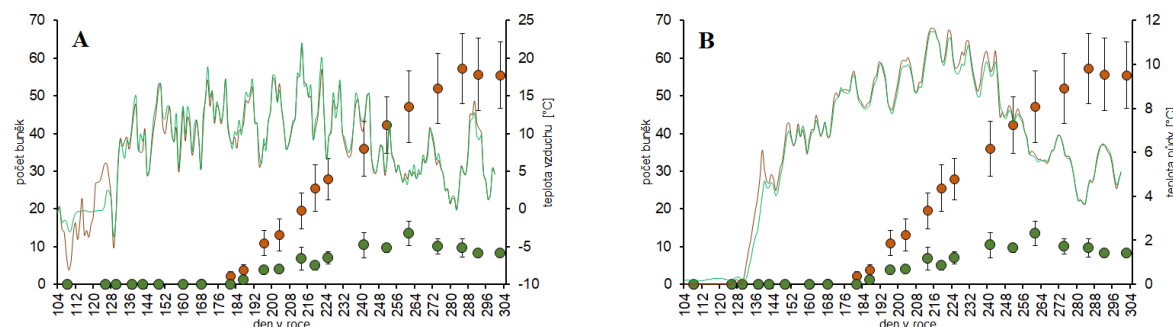
Obr. 49: Počet kambiálních buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč



Obr. 50: Počet zvětšujících se buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč

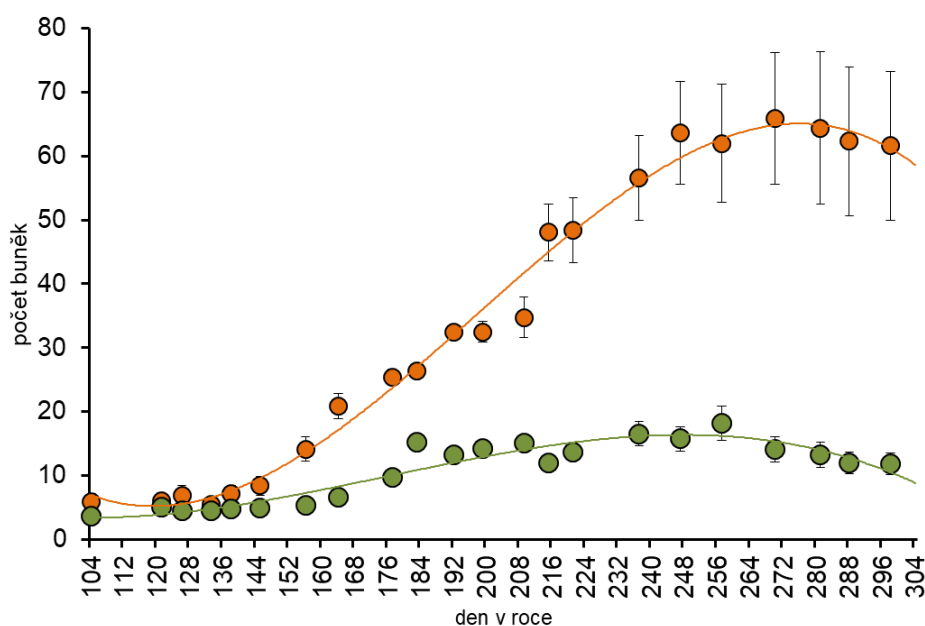


Obr. 51: Počet lignifikujících buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč



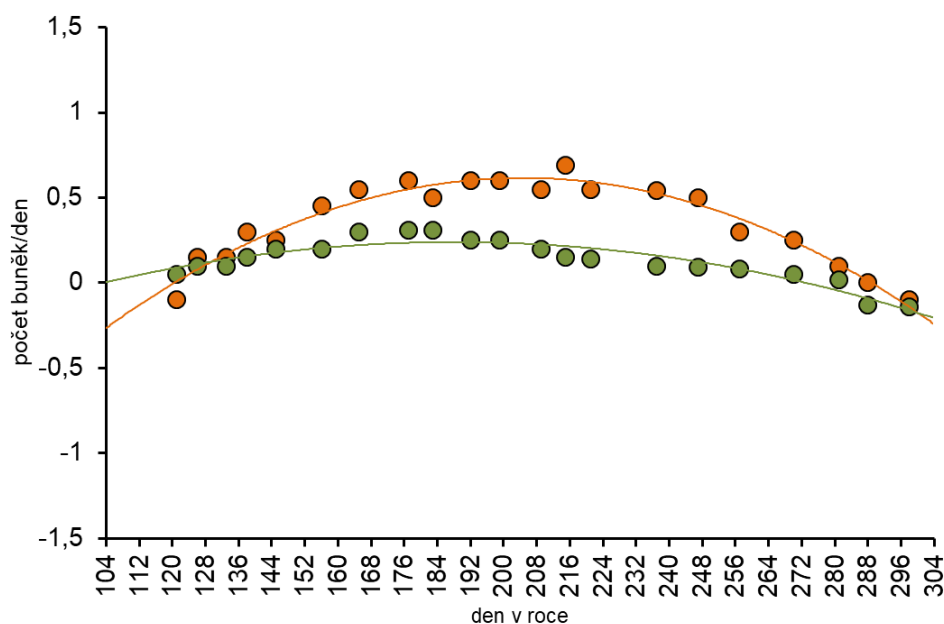
Obr. 52: Počet dospělých buněk a průměrná denní teplota vzduchu (A); průměrná denní teplota půdy (B). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč

Za vegetační období 2017 se vytvořilo u smrku průměrně 35 buněk. Počet průměrně nově vytvořených buněk u kleče byl výrazně nižší, průměrně 11 buněk. Vývoj buněk smrku a kleče ve vegetačním období 2017 znázorňuje obr. 53. Na konci vegetačního období bylo u smrku (60 – 65) vytvořeno až 6x více buněk než kleč (10 – 15). Od počátku července je u kleče zaznamenána stagnace počtu nových buněk, naopak u smrku je po celé sledované období rostoucí trend nových buněk, s výjimkou konce září až října.



Obr. 53: Celkový průměrný počet všech buněk ve vegetačním období 2017. Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč

Průměrný počet nově vytvořených buněk za 1 den ve vegetačním období 2017 u smrku (0,36) a kleče (0,16) znázorňuje obr. 54. Maximální rychlost produkce buněk nastala 29. 7. (209 DOY) – 4. 8. 2017 (215 DOY) u smrku, kdy průměrný počet denně vytvořených buněk dosahoval 0,66 buněk. Maximální rychlost produkce buněk za den (0,31 buněk) u kleče nastala v období 14. 6. (164 DOY) – 3. 7. (183 DOY). Maximální produkce buněk nastala dříve u kleče než u smrku.

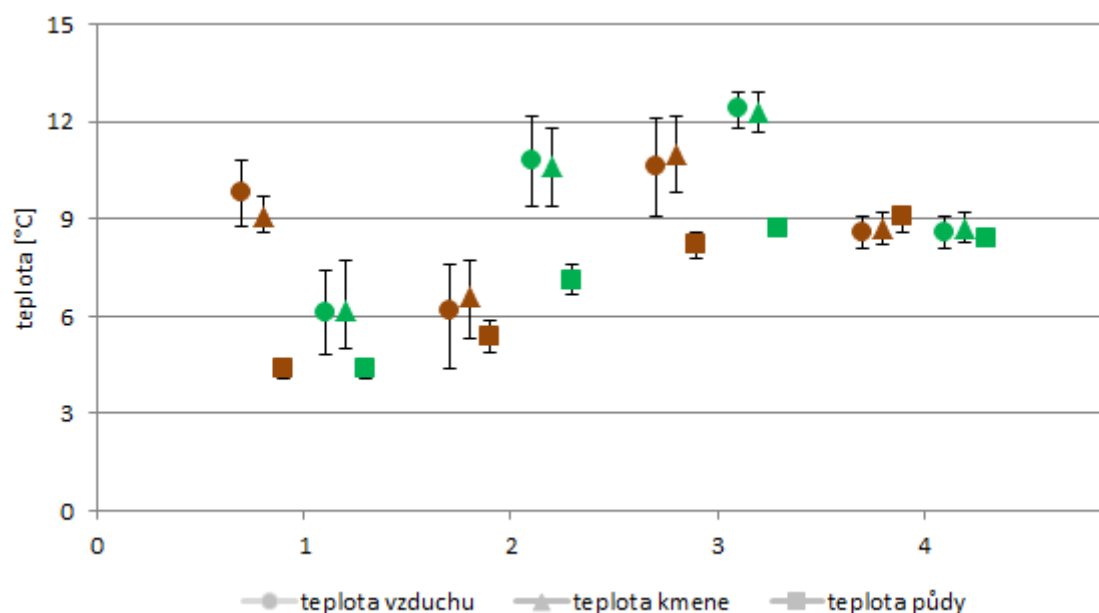


Obr. 54: Průměrný počet denně vytvořených buněk za období od předchozího odběru (zahrnující všechny typy buněk). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč

Kambiální aktivita začala u smrku při průměrné teplotě vzduchu 12,1 °C po předešlém velmi teplém období s průměrnou denní teplotou 3/6 předcházejících dní 9,8/9,0 °C. Průměrná teplota půdy v období s průměrnou denní teplotou 1/3/6 předcházejících dní počátku kambiální aktivity dosáhla 5,1/4,4/3,5 °C. Fáze zvětšování buněk nastala při průměrné teplotě vzduchu 8,3 °C, teplota předešlého 6 denního období 7,0 °C. Průměrná teplota půdy 1/3/6 dní před počátkem fáze zvětšování buněk činila 4,8/5,4/5,6 °C. Druhotné tloustnutí lignifikujících a dospělých buněk nastalo při průměrné teplotě vzduchu 6,6 °C/8,8 °C a průměrné teplotě půdy 8,0/8,8 °C. Vybrané teplotní charakteristiky jsou uvedeny v tab. 14, 15 a na obr. 55, 56.

smrk	kambiální buňky			zvětšující se buňky			lignifikující buňky			dospělé buňky
	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek
datum	19.5.	18.6.	19.7.	26.5.	4.7.	5.9.	14.6.	10.8.	28.9.	3.7.
den v roce (DOY)	138	168	199	145	184	247	164	221	270	183
průměrná teplota vzduchu [°C] předchozí den	12,1	4,9	13,0	4,7	8,0	6,0	6,6	14,7	10,4	8,8
průměrná teplota vzduchu [°C] 3 denní průměr	9,8	8,8	11,1	6,2	8,4	5,2	10,6	12,4	7,8	8,6
průměrná teplota vzduchu [°C] 6 denní průměr	9,0	9,0	8,8	6,7	10,2	8,9	10,2	12,8	6,4	11,0
minimální teplota vzduchu [°C] 3 denní průměr	6,3	5,0	8,5	3,9	6,2	3,8	6,4	8,1	6,3	7,5
minimální teplota vzduchu [°C] 6 denní průměr	6,4	5,2	6,1	4,0	7,9	6,2	6,3	9,0	5,3	9,2
maximální teplota vzduchu [°C] 3 denní průměr	14,0	12,6	13,7	9,5	11,3	6,9	13,9	17,3	9,9	10,7
maximální teplota vzduchu [°C] 6 denní průměr	12,7	12,7	11,8	10,6	13,4	11,6	13,9	16,7	8,2	14,0
průměrná teplota půdy [°C] předchozí den	5,1	7,3	9,5	4,8	8,6	7,5	8,0	11,5	6,6	8,8
průměrná teplota půdy [°C] 3 denní průměr	4,4	7,8	8,9	5,4	8,8	7,6	8,2	11,2	6,3	9,1
průměrná teplota půdy [°C] 6 denní průměr	3,5	8,0	8,9	5,6	9,5	9,0	7,7	11,8	5,9	9,7

Tab. 14: Teplotní charakteristika průběhu xylogeneze ve vegetačním období 2017 – smrk

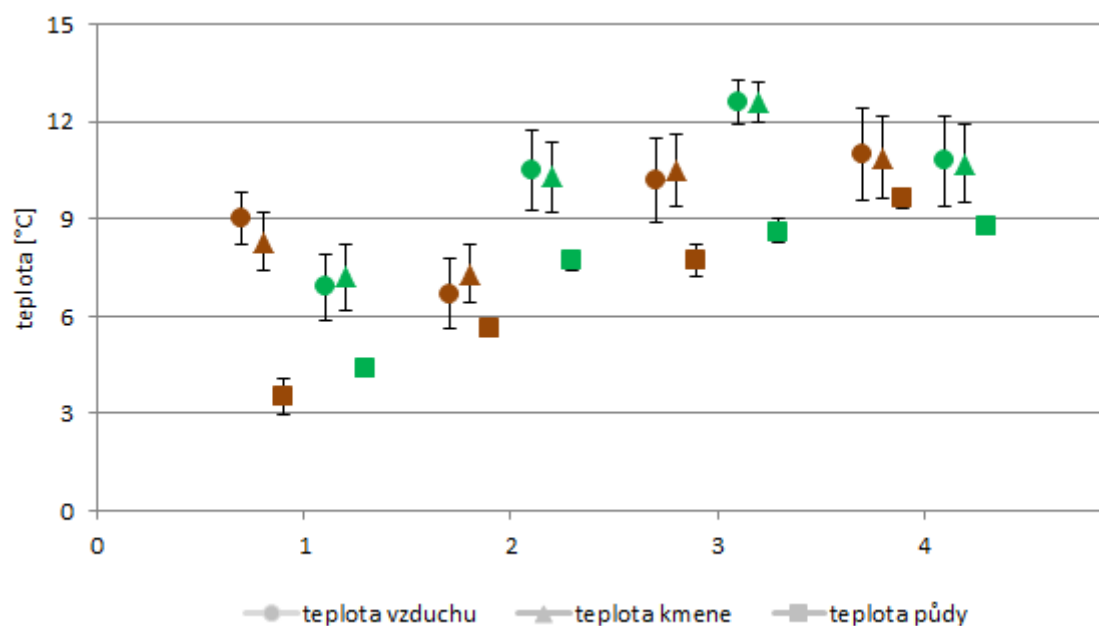


Obr. 55: Průměrné denní teploty 3 dny před zahájením počátku kambiální aktivity (1); zvětšování buněk (2); lignifikujících buněk (3); dospělých buněk (4). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč

Kambiální aktivita začala u kleče při průměrné teplotě vzduchu 4,8 °C po předešlém teplém období s průměrnou denní teplotou 3/6 předcházejících dní 6,1/6,9 °C. Průměrná teplota půdy v období s průměrnou denní teplotou 1/3/6 předcházejících dní počátku kambiální aktivity dosáhla 4,0/4,4/4,4 °C. Fáze zvětšování buněk nastala při průměrné teplotě vzduchu 6,9 °C, teplota předešlého 6 denního období 10,5 °C. Průměrná teplota půdy 1/3/6 dní před počátkem fáze zvětšování buněk činila 7,0/7,1/7,7 °C. Druhotné tloustnutí lignifikujících a dospělých buněk nastalo při průměrné teplotě vzduchu 10,9/9,0 °C a průměrné teplotě půdy 8,7/8,2 °C. Vybrané teplotní charakteristiky jsou uvedeny v tab. 14, 15 a na obr. 55, 56.

kleč	kambiální buňky			zvětšující se buňky			lignifikující buňky			dospělé buňky
	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek
datum	26.5.	8.7.	19.7.	14.6.	8.7.	26.8.	27.6.	24.7.	15.9.	3.7.
den v roce (DOY)	145	188	199	164	188	237	177	204	257	183
průměrná teplota vzduchu [°C] předchozí den	4,8	13,9	12,5	6,9	13,9	13,9	10,9	12,8	4,7	9,0
průměrná teplota vzduchu [°C] 3 denní průměr	6,1	11,7	10,6	10,8	11,7	10,7	12,4	13,6	5,0	8,6
průměrná teplota vzduchu [°C] 6 denní průměr	6,9	10,4	8,6	10,5	10,4	9,0	12,6	14,4	6,4	10,8
minimální teplota vzduchu [°C] 3 denní průměr	3,6	7,9	7,3	5,4	7,9	6,0	9,4	10,3	3,0	6,9
minimální teplota vzduchu [°C] 6 denní průměr	3,6	7,0	5,2	5,4	7,0	5,3	9,0	10,9	4,4	8,4
maximální teplota vzduchu [°C] 3 denní průměr	9,8	17,4	14,4	16,8	17,4	17,3	16,7	18,6	7,3	11,4
maximální teplota vzduchu [°C] 6 denní průměr	12,0	16,3	13,2	16,9	16,3	14,7	18,2	20,0	9,1	14,5
průměrná teplota půdy [°C] předchozí den	4,0	8,6	8,5	7,0	8,6	9,2	8,7	10,0	6,8	8,2
průměrná teplota půdy [°C] 3 denní průměr	4,4	8,3	8,1	7,1	8,3	8,7	8,7	9,9	7,0	8,4
průměrná teplota půdy [°C] 6 denní průměr	4,4	8,2	8,3	7,7	8,2	9,1	8,6	9,5	7,3	8,8

Tab. 15: Teplotní charakteristika průběhu xylogeneze ve vegetačním období 2017 – kleč



Obr. 56: Průměrné denní teploty 6 dní před zahájením počátku kambiální aktivity (1); zvětšování buněk (2); lignifikujících buněk (3); dospělých buněk (4). Hnědé body označují smrk; zelené body označují kleč

	kambiální buňky				zvětšující se buňky			
	teplota vzduchu [°C]		teplota půdy [°C]		teplota vzduchu [°C]		teplota půdy [°C]	
	3 dny	6 dní	3 dny	6 dní	3 dny	6 dní	3 dny	6 dní
	průměr	průměr	průměr	průměr	průměr	průměr	průměr	průměr
	min max	min max			min max	min max		
smrk	9,8 6,3 14,0	9,0 6,4 12,7	4,4	3,5	6,2 3,9 9,5	6,7 4,0 10,6	5,4	5,6
kleč	6,1 3,6 9,8	6,9 3,6 12,0	4,4	4,4	10,8 5,4 16,8	10,5 5,4 16,9	7,1	7,7

Tab. 16: Prahové hodnoty vzduchu a půdy při zahájení růstu dřevin

5.2.2. Charakteristika studovaných dřevin

Zkoumaní jedinci smrku měli na konci vegetačního období 2017 výšku 5,2 – 6,6 m, v průměru 5,95 m. Obvod kmene činil v průměru 0,54 m. Nejmladšímu jedinci byl starý 40 let, nejstarší 86 let, s průměrem 71,5 roku. Průměrná šířka letokruhu byla změřena na 1,17 mm. Jednotlivé charakteristiky jsou uvedeny v tab. 17.

smrk	obvod kmene v 1 m [m]	výška dřeviny [m]	věk dřeviny [let]	šířka letokruhu [setiny mm]
1	0,47	5,20	80	70,83
2	0,72	6,50	40	231,40
3	0,46	5,75	61	129,02
4	0,50	5,80	86	107,02
5	0,55	6,60	78	89,18
6	0,53	5,85	84	68,93
průměr	0,54	5,95	71,50	116,06

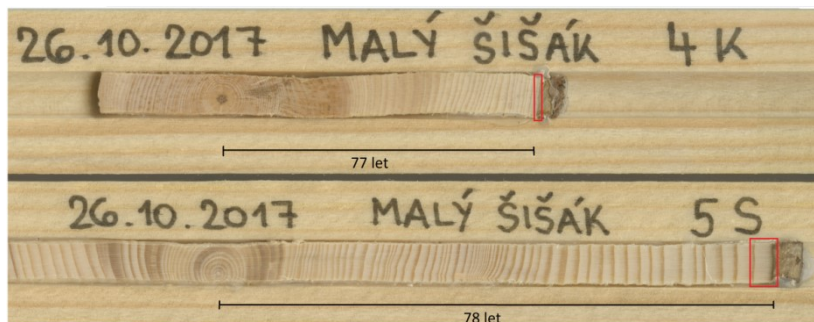
Tab. 17: Charakteristiky zkoumaných jedinců smrku

Zkoumané ramety keřů kleče měly na konci vegetačního období 2017 délku 2,1 – 3,5 m, v průměru 2,81 m. Obvod kmene kleče činil v průměru 0,27 m. Nejmladšímu jedinci byl starý 49 let, nejstarší 77 let, s průměrem 65,7 roku. Průměrná šířka letokruhu 0,54 mm byla dvakrát menší než u smrku. Jednotlivé charakteristiky jsou uvedeny v tab. 18.

kleč	obvod kmene v 1 m [m]	délka ramety [m]	věk dřeviny [let]	šířka letokruhu [setiny mm]
1	0,33	3,50	73	55,38
2	0,21	3,10	49	49,43
3	0,26	3,15	74	37,35
4	0,30	2,80	77	48,81
5	0,26	2,20	49	88,94
6	0,25	2,10	72	42,13
průměr	0,27	2,81	65,67	53,67

Tab. 18: Charakteristiky zkoumaných keřů kleče

Vývrty kleče a smrku (obr. 57) ukazují při shodném věku dřevin výrazný rozdíl v jejich šířce a tím i množství vyprodukovaného dřeva. Za stejnou dobu životnosti dřevin na stejné lokalitě (vzdálenost od sebe 6 m) vyprodukoval smrk mnohem více dřeva než kleč.



Obr. 57: Detail vývrtu kleče a smrku na zájmové lokalitě s vyznačením oblasti zkoumaných buněk (červený rámeček)

6. DISKUZE

6.1. Mikroklimatické rozdíly mezi smrkem a klečí

Podle dat z meteorologické stanice Pec pod Sněžkou (816 m n. m.) přepočtených na základě jednotlivých měsíčních gradientů podle KVĚTOŇ (2001) byl rok 2017 s průměrnou teplotou 6,4 °C o 0,5 °C chladnější než dlouhodobý průměr normálu 1981 – 2010 (ČHMÚ 2019). Mezi teplotně podprůměrné měsíce patřil především leden, dále duben, červenec a září. Teplotně nadprůměrný byl naopak únor, březen a červen. Zbylé měsíce byly teplotně průměrné. Teplotní charakteristiky přepočtených teplot se víceméně shodují s naměřenými teplotami na zájmové lokalitě, s výjimkou letních měsíců, které byly na zájmové lokalitě o 1 – 2 °C vyšší, než přepočet teplot podle teplotních gradientů. Srážkově byl rok 2017 v Peci pod Sněžkou průměrný až slabě nadprůměrný (1 415 mm), spadlo 105 % normálu srážek (ČHMÚ 2019). Teplotní a srážková data se však mohou i výrazně lišit vzhledem k údolní poloze stanice a fenoménu A-O systému. Srážkově bude zájmová lokalita pravděpodobně humidnější, avšak srážky ve vrcholových partiích Krkonoš, zvláště v zimním období jsou obtížně měřitelné a budou pravděpodobně i výrazně vyšší (KWIATKOWSKI 1982).

Průměrná teplota vegetační sezóny (20. 5. – 26. 10. 2017) u vzrostných vrcholů smrku byla 9,51 °C, u kleče 9,37 °C, průměrná teplota půdy 8,25 °C (smrk) a 7,57 °C (kleč). Nejteplejší měsíc na zájmové lokalitě byl s průměrnou teplotou vzduchu u vzrostných vrcholů 12,6 °C srpen (smrk) a 13,08 °C (kleč). Velmi teplý měsíc, kdy průměrná teplota překonala 10 °C, což někteří autoři (BROCKMANN-JEROSCH 1919 IN KÖRNER 2003) uvádí jako prahovou hodnotu stromů na HHL, byl červenec s teplotou 11,64 °C (smrk), 11,48 °C (kleč) a červen s teplotou 11,16 °C (smrk) a 11,13 °C (kleč). Průměrné teploty vzduchu u vzrostného vrcholu a kmene byly mírně vyšší u stromů, větší rozdíl byl však zaznamenán u teploty půdy. Keře výrazněji stíní svoji korunou půdu a ta se nemůže dostatečně prohřát (KÖRNER A HILTBRUNNER 2018). Keře mají výrazně vyšší amplitudu teplot u vzrostného vrcholu a kmene než stromy. To je dáno vlivem radiačního oteplení a nočního radiačního ochlazení (BARRY 2008).

Rozdíly v teplotách mezi stromy a keři jsou dány vertikálním profilem přízemní vrstvy atmosféry. BARRY (2008) popsal rozdíly způsobené radiačním ochlazováním a oteplováním, kdy během odpoledne jsou přízemní části vzduchového sloupce více prohřáté, naopak v noci při optimálních podmínkách pro radiační ochlazování (vyjasnění, utišení větru) jsou teploty u země nižší než ve výšce. Radiační ochlazování způsobilo nižší průměrné minimální teploty vzduchu u vzrostného vrcholu a kmene kleče o 0,5 – 1 °C oproti smrku. Naopak vliv radiačního oteplování způsobil vyšší průměrnou maximální teplotu vzduchu u vzrostného

vrcholu a kmene kleče o 1 – 2 °C. Nejvyšší rozdíly byly zaznamenány v letním období, což souvisí s výškou slunce nad obzorem a vyšším prohřátím přízemní vrstvy vzduchu. Průměrná maximální teplota vzduchu ve vegetační sezóně 2017 u vzrostného vrcholu je o 1,35 °C vyšší u kleče v důsledku nižšího vzrůstu a pozitivního vlivu radiačního oteplení. Pozitivní odchylku kleče vykazuje i průměrná maximální teplota kmene +0,6 °C. Naopak průměrná teplota půdy je u kleče o 0,68 °C nižší, důsledkem zástinu půdy blízko země se plazících větví a nedostatečného prohřátí od slunečního záření. Průměrné minimální teploty jsou vlivem radiačního ochlazení výrazně nižší u kleče. Amplitudy teplot půdy u smrku i kleče byly poměrně malé a totožné, což souvisí s velkou teplotní setrvačností půdy. Naopak velmi rozkolísané byly amplitudy teploty vzduchu u vrcholu a kmene, kde byl u kleče zaznamenán výrazný rozdíl oproti smrku, způsobený konfigurací vzrůstu a vlivu přízemní termiky.

KÖRNER (2012) uvádí neschopnost stromů profitovat z prohřáté přízemní vrstvy vzduchu. Tím by se mohla jevit velká výhoda keřů, vysvětlující jejich existenci nad HHL. Ovšem stromy naopak těží z vyšší teploty půdy, kdy jejich vzrůst nepůsobí jako dostatečný zástin, jak je tomu u keřů. Rozdíly především v průměrných teplotních podmínkách stromů a keřů byly zanedbatelné a hypotéza mikroklimatického zvýhodnění keřů nebyla jednoznačně zamítnuta a pravděpodobně tak obecně nemůže vysvětlit výraznou expanzi keřů vysoko nad HHL v chladných podmínkách. Navíc v pohořích s dostatečně mocnou sněhovou pokrývkou trpí stromy v zimě a zjara výrazně více než keře mrazem a zimním vysycháním, působením větru a větrnou abrazí (KÖRNER 2012). V některých pohořích, která jsou větrně výrazně exponovaná či silně kontinentální je vzrůst stromů a keřů velmi důležitý (HARSCH A BADER 2011). Mrazové vysychání a negativní působení větru vede až ke ztrátě biomasy (KÖRNER 2012). Zde se mikroklimatické rozdíly mezi stromy a keři zdají být zásadní.

6.2. Prahové teploty pro fenofáze tvorby dřeva stromů a keřů

KÖRNER A PAULSEN (2004) vymezili vegetační sezónu průměrnou teplotou půdy $\geq 3,2$ °C. Podle tohoto kritéria začalo v průměru vegetační období u smrku 15. 5. (135 DOY) a 18. 5. (138 DOY) u kleče. Podle této metodiky bylo vegetační období keřů průměrně o 3 dny kratší než u stromů.

Určení přesného počátku kambiální aktivity bylo z důvodu velkých rozestupů mezi jednotlivými odběry a rychlé reaktivaci kambia (řádově 24 h), jak uvádí GRYC A KOL. (2011) obtížné. Počátek kambiální aktivity se tak může lišit až o 6 dní. Zvláště určení počátku kambiální aktivity kleče bylo pro malé rozdíly buněk špatně identifikovatelné. Každá dřevina

započala kambiální aktivitu v různý den, výsledná hodnota počátku fenofáze byla určena jejich průměrem.

Prahové hodnoty byly určeny jako 6ti-denní průměr teploty vzduchu vzrostných vrcholů pro lepší reprezentativnost než 3 denní průměry, které jsou ovlivněny teplotními oscilacemi. Delší trvání (6 dnů) lépe vypovídá o skutečných teplotních podmínkách období, před zahájením jednotlivých fenofází. Lepší vypovídající hodnotu než teplota vzduchu vzrostných vrcholů, především na jaře, kdy je velmi časté kolísání teplot vzduchu, je teplota půdy vzhledem k její teplotní setrvačnosti (ROSSI A KOL. 2016). ROSSI A KOL. (2016) uvádí prahové hodnoty fenofáze zvětšujících se buněk jako lépe vypovídající pro zahájení růstu dřeva než prahové hodnoty kambiální aktivity.

Různí autoři používají rozdílné přístupy nebo statistické metody k zjištění prahových hodnot. Použití jiného přístupu a někdy odlišných statistických metod vede ke stanovení různých prahových hodnot i při stejných vstupních datech, jak ukazuje porovnání s TREML A KOL. (2019).

Prahové hodnoty průměrných teplot vzduchu vzrostných vrcholů počátku kambiální aktivity jako 6ti-denní průměry před zahájením fáze jsou u smrku vyšší (9,0 °C) než u kleče (6,9 °C). Prahové hodnoty průměrných teplot půdy počátku kambiální aktivity jako 6ti-denní průměry před zahájením fáze jsou u kleče vyšší (4,4 °C) než u smrku (3,5 °C).

Nicméně prahové hodnoty průměrných teplot vzduchu vzrostných vrcholů a teplota půdy (6ti-denní průměr) počátku fáze zvětšování buněk byly zjištěny výrazně vyšší u kleče (10,5 °C/7,7 °C), než u smrku (6,7 °C/5,6 °C). Prahové hodnoty průměrných teplot vzduchu u vzrostného vrcholu/půdy (6ti-denní průměr) byly o 3,8 °C/2,1 °C vyšší u kleče než u smrku. Naměřené hodnoty se shodují s daty ROSSI A KOL. (2007), který uvádí prahové teploty u smrku na 6,8 – 8,5 °C, KAŠPAR (2013) s teplotami 6,5 – 10,5 °C, ZÁKRAVSKÁ (2013) uvádějící teploty 6,6 °C. Tento výsledek naopak nepotvrzuje teorii LI A KOL. (2016), který zaznamenal prahové teploty u keřů $2 \pm 0,6$ °C, tedy o 2 – 4 °C nižší prahové hodnoty než u stromů. LI A KOL. (2016) zkoumal *Rhododendron agganiphum* v Tibetské plošině. Vyšší prahové hodnoty keřů by mohly naznačovat jejich strategii jako obranný mechanismus před rychlým střídáním jarních teplot a rizikem poškození mrazem (TREML A KOL. 2019).

Dosud uváděné teplotní prahy (ROSSI A KOL. 2007, 2008, KAŠPAR 2013, LI A KOL. 2016, 2017) především stromů jsou v teplotním rozmezí 2 – 10 °C, v závislosti na použitých statistických metodách a teplotních metrikách (minima, průměry, maxima). Prahy počátku kambiální aktivity a zvětšujících se buněk průměrné teploty vzduchu vzrostných vrcholů/ půdy smrku uváděné v této práci 6,7 – 9,0 °C/3,5 – 5,6 °C se shodují s výše

uvedenými autory i modelovou hodnotou 6,4 °C určenou KÖRNER A PAULSEN (2004). Prahy počátku kambialní aktivity a zvětšujících se buněk průměrné teploty vzduchu vzrostných vrcholů/půdy kleče uváděné v této práci 6,9 – 10,5 °C/4,4 – 7,7 °C se příliš neshodují s teplotními prahy LI A KOL. (2016) nebo MINĐÁŠ A KOL. (1996). Rozdílné hodnoty prahové teploty se však mohou lišit použitými statistickými metodami v této a ostatních pracích. Rozdíly také budou pravděpodobně druhově a prostorově specifické, jak nastínil i PAULSEN A KÖRNER (2014).

6.3. Fenologie dřeva stromů a keřů

Počátek kambialní aktivity na zájmové lokalitě začal (byl určen termínem odběrů) 19. 5. (138 DOY) u smrku a 26. 5. (145 DOY) u kleče. Kambialní aktivita byla u obou dřevin ukončena v totožnou dobu 19. 7. (199 DOY). Kambialní aktivita trvala průměrně 62 dní (smrk) a 55 dní (kleč). Před začátkem kambialní aktivity bylo pozorováno průměrně 6 kambialních buněk (smrk) a 4,3 buňky (kleč). V období kambialní aktivity nastalo zvýšení průměrného počtu kambialních buněk na 8,5 (smrk) a 5 (kleč), jak ukazuje tab. 19.

		průměrný počet kambialních buněk mimo období kambialní aktivity		průměrný počet kambialních buněk v období kambialní aktivity		délka kambialní aktivity (dny)	
autor	popis lokality	smrk	kleč	smrk	kleč	smrk	kleč
Hejda (2019)	Malý Šišák, Krkonoše	6	4,3	8,5	5	62	55
Gryc a kol. (2012)	Norsko	6,2		8,2		57	
Rossi a kol. (2006)	Dolomity, Alpy	6-8		10-14		70	
Rossi a kol. (2007)	Dolomity, Alpy	6-9		12-14		75	
Rossi a kol. (2008)	Dolomity, Alpy	6-8		9-14		48-72	
Treml a Kašpar (2015)	Luční hora, Krkonoše	6-7		8-12		55-74	
Li a kol. (2016)	Tibetská plošina						52 - 67

Tab. 19: Kambialní aktivita pozorovaná různými autory

Průměrný počet kambialních buněk a délka kambialní aktivity smrku na výzkumné lokalitě se shoduje s ostatními autory, uvedenými v tab. 22. ROSSI A KOL. (2007, 2008) uvádí délku kambialní aktivity na 70 – 75 dní, ROSSI A KOL. (2012) upřesňuje hodnotu na 50 dní (Finsko) a 100 dní (Slovinsko), LEVANCÍČ A KOL. (2009) na 77 – 119 dní (Slovinsko). ROSSI A KOL. (2007) zároveň poukázal na dřívější nástup kambialní aktivity u mladších smrků než u starších jedinců, a to až o 14 – 17 dní.

Podle TREML A KAŠPAR (2015) začíná kambialní aktivita v Krkonoších na HHL v polovině května. TREML A BANAŠ (2008) vymezili počátek vegetačního období ve Vysokých Sudetech na 6. – 20. květen, při použití prahové hodnoty 3,2 °C uváděnou KÖRNER

A PAULSEN (2004). Rovněž fenologická fáze pučení jehlic smrku podle HÁJKOVÁ A KOL. (2012A) začíná v nejvyšších polohách Krkonoš po 13. květnu. Všechny výše zmíněné údaje o počátku kambialní aktivity jako vegetačního období smrku se shodují s naměřenými daty ve vegetačním období 2017.

Nemnoho autorů se věnuje výzkumu keřů na HHL. LI A KOL. (2016) určil délku kambialní aktivity *Rhododendron agganiphum* na 52 – 67 dní. Délka kambialní aktivity keřů a její pozdější nástup se shoduje s tvrzením GÖTMARK A KOL. (2016) a KÖRNER (2012) o kratším vegetačním období keřů.

Konec kambialní aktivity nastal u obou zkoumaných dřevin ve stejnou dobu, 19. 7. (199 DOY), při průměrné teplotě vzduchu 13,0 °C (smrk), 12,5 °C (kleč), při 6ti-denním průměru předcházející konci kambialní aktivity 8,8 °C (smrk), 8,6 °C (kleč). Naměřené hodnoty se shodují s prací KAŠPAR (2013), který uvádí konec kambialní aktivity smrku na HHL v Krkonoších na 188 – 207 DOY, při průměrné teplotě 8,2 – 10,7 °C. ROSSI A KOL. (2012) pozoroval konec kambialní aktivity smrku při průměrných teplotách 13,8 °C.

Počátek fáze zvětšování buněk na zájmové lokalitě začal 26. 5. (145 DOY) u smrku a 14. 6. (164 DOY) u kleče. Fenofáze zvětšování buněk byla ukončena 5. 9. (247 DOY) u smrku a 26. 8. (237 DOY) u kleče. Fenofáze zvětšování buněk trvala u stromů (103 dní) průměrně o 29 dní déle než u keřů (74 dní).

Výrazný rozdíl byl i v délce fáze lignifikujících buněk, která byla delší u stromů (107 dní) než u keřů (81 dní). Dospělé buňky se vytvářely shodnou dobu 118 dní a nebyly zde zaznamenány žádné rozdíly v nástupu fáze.

Období růstu bylo u stromů (130 dní) o 25 dní delší než u keřů (105 dní), čímž se potvrdilo tvrzení KÖRNER (2012), GÖTMARK A KOL. (2016), LI A KOL. (2016) o kratším vegetačním období keřů. Délka vegetačního období smrku na výzkumné lokalitě se podobá délkám vegetační sezóny uváděné různými autory. ELLENBERG (1963) uvádí délku vegetačního období na >100 dní, KÖRNER A PAULSEN (2004) na 129 – 139 dní, ROSSI A KOL. (2007) na 100 – 140 dní na HHL v Italských Alpách, GRIČAR A ČUFAR (2008) na 110 dní ve Slovinských Alpách, MOSER A KOL. (2009) na 101 dní, GRYC A KOL. (2009) na 153 dní na lokalitě Rajec, ovšem mimo HHL, KÖRNER (2012) na 90 dní, ROSSI A KOL. (2012) na 100 dní ve Švýcarských Alpách, KAŠPAR (2013) na 111 – 132 dní na HHL v Krkonoších, LI A KOL. (2017) na 115 dní v Tibetské plošině. Délka vegetačního období keřů na výzkumné lokalitě se shoduje s tvrzením LI A KOL. (2017), který určil délku na 88 – 101 dní, ZHAO A KOL. (2015) na 112 dní. KÖRNER (2012) a HÁJKOVÁ A KOL. (2012B) uvádí délku vegetačního období keřů

na 45 a 54 – 55 dní. Oba autoři nicméně zkoumali i malé keříčky, jako je brusnice borůvka, tudíž jsou hodnoty oproti keřům téměř o polovinu nižší.

Ve vegetačním období 2017 se průměrně vytvořilo 35 buněk u stromů proti 11 buňkám keřů. Na konci vegetačního období bylo vytvořeno až 6x více buněk (60 – 65) u stromů než u keřů (10 – 15). Počet buněk smrku na konci vegetačního období koresponduje s výsledky ROSSI A KOL. (2007) v Italských Alpách, který uvádí 45 – 76 buněk v závislosti na expozici svahu. GRIČAR A ČUFAR (2008) uvádí 37 – 46 buněk ve Slovinských Alpách, MOSER A KOL. (2009) uvádí výrazně nižší hodnoty, 15 – 30 buněk. Naopak GRYC A KOL. (2011) uvádí u smrku vytvoření 60 buněk, což potvrzuje KAŠPAR (2013), který uvádí 55 – 65 buněk a ZÁKRAVSKÁ (2013) s 55 – 70 buňkami v závislosti na orientaci svahu. Uvedené počty buněk jsou diferentní z důvodu rozdílné nadmořské výšky, polohy, expozice, věku a druhu zkoumané dřeviny.

Průměrný počet buněk za den ve vegetačním období byl vyšší u stromů (0,36) než u keřů (0,16), v období maximální produkce 0,66 buněk (stromy) a 0,31 buněk (keře). Období maximální produkce buněk nastalo dříve u keřů, mezi 14. 6. (164 DOY) a 3. 7. (183 DOY), tedy v období s nejdelší fotoperiodou okolo letního slunovratu, jak rovněž uvádí i ROSSI A KOL. (2006, 2007, 2012), GRYC A KOL. (2011), kteří ale zkoumali stromy. Maximální produkce buněk stromů nastala až 29. 7. (209 DOY) – 4. 8. (215 DOY).

Celkový počet buněk ve vegetačním období vykazuje na konci vegetačního období klesající tendenci, což by znamenalo postupný zánik několika buněk na podzim. Jde o chybu způsobenou variabilitou hodnot, vzniklou různou délkou období mezi odběry a odlišným místem každého odběru mikrosond. Na tento jev upozorňuje ROSSI A KOL. (2006B).

Ačkoliv počátek kambiální aktivity a zahájení tvorby dřeva začalo u stromů o 7 dní dříve, což je ale ovlivněno 6 – 11 denními rozestupy mezi jednotlivými odběry, rozdíly v prahových hodnotách i pravděpodobném počátku nástupu fáze nejsou nijak výrazné. Výrazně nižší počet vytvořených buněk, což se odráží i v průměrné šířce letokruhu, která je u keřů dvojnásobně menší, vedl pravděpodobně ke kratšímu vegetačnímu období (o 25 dní) oproti stromům. KÖRNER (2012) a GÖTMARK A KOL. (2016) upozorňovali na kratší vegetační dobu u keřů, to potvrdil i ANFODILLO A KOL. (2012), který vysvětluje kratší potřebnou dobu malých a úzkých buněk na dělení a zrání. Keře tak stihnou fenologické fáze rychleji než stromy, to jim umožní vytvořit dřevo dříve. Tento mechanismus se jeví jako nejdůležitější konkurenční výhoda keřů oproti stromům v chladných podmínkách, keře tak mohou přežívat i vysoko nad HHL.

7. ZÁVĚR

Hlavním cílem práce bylo porovnání sezónní dynamiky růstu a teplot vzduchu u vzrostného vrcholu, kmene a půdy stromů (*Picea abies*) a keřů (*Pinus mugo*) na shodné lokalitě Malého Šišáku v Krkonoších v nadmořské výšce 1 370 m n. m.

Průměrné teploty vzduchu ve vegetační sezóně u vzrostného vrcholu a kmene byly nepatrně vyšší u stromů, vyšší rozdíl byl zaznamenán u teploty půdy, kdy keře výrazněji stíní svou korunou půdu a ta není dostatečně prohřátá. Keře mají ve vegetační sezóně výrazně vyšší amplitudu teplot u vzrostného vrcholu a kmene než stromy. To je způsobeno především radiačním oteplováním (vyšší maxima) a radiačním ochlazováním (nižší minima) přízemní vrstvy vzduchu. Rozdíly v teplotních podmínkách byly buď nejednoznačné (minima, maxima, teplota půdy) nebo zanedbatelné (průměrné teploty vzduchu a kmene) a hypotéza mikroklimatického zvýhodnění keřů nebyla tedy jednoznačně zamítnuta. Pravděpodobně tak obecně nemůže vysvětlit výrazně vyšší polohy borovice kleče ve srovnání s výškovými maximy smrku.

Kambiální aktivita začala u smrku dříve než u kleče. Její počátek je závislý na ablaci sněhové pokrývky. Průměrná denní teplota vzduchu 6 dní před zahájením kambiální aktivity u smrku činila 9,0 °C, teplota půdy 3,5 °C, a začala v polovině května. Průměrná denní teplota vzduchu 6 dní před zahájením kambiální aktivity u kleče (konec května) byla 6,9 °C, teplota půdy 4,4 °C. Obě teploty zapadají do rozmezí prahových teplot počátku kambiální aktivity uváděnými jinými autory. Vyšší prahové hodnoty teploty vzduchu kambiální aktivity byly zaznamenány u smrku, naopak u půdy byly vyšší prahové teploty kleče. V případě zvětšujících se buněk byly prahové teploty keřů o 3 – 3,5 °C vyšší než u stromů. Hypotéza nižších prahových teplot zahájení růstu keřů oproti stromům byla zamítnuta, tyto rozdíly budou pravděpodobně druhově a lokálně specifické. Tato hypotéza tak nemůže dostatečně silně vysvětlit existenci keřů vysoko nad HHL.

Dělení kambiálních buněk bylo ukončeno ve stejném období pro stromy i keře. Diferenciace buněk z kambiální zóny (zvětšující se buňky) začala velmi krátce po zahájení kambiální aktivity. Doba trvání fáze zvětšujících se buněk a lignifikujících buněk byla výrazně delší u stromů oproti keřům. Za celé vegetační období bylo vytvořeno výrazně více buněk xylému u stromů (průměrně 35) oproti keřům (průměrně 11). Nejrychlejší růst byl zaznamenán u stromů na přelomu července a srpna, u keřů v období letního slunovratu, což odpovídá maximální produkci v období s nejdelší fotoperiodou.

U keřů byly zaznamenány výrazné morfologické odlišnosti stavby buněk. Buňky stromu jsou větší a smrky jich vyvinuly během vegetačního období daleko více než užší a málo početné buňky keřů. Průměrná šířka letokruhu byla dvakrát větší u stromů (1,16 mm) než u keřů (0,54 mm). Menší množství buněk, které jsou navíc malé a úzké, vede ke zkrácení času zrání oproti velkým a početným buňkám stromů. Kratší doba období růstu keřů (105 dní) oproti stromům (130 dní) spojená s dřívějším dokončením tvorby dřeva, způsobená stavbou kmene a morfologií růstu, je pravděpodobně největší výhoda keřů oproti stromům a vysvětluje, proč jsou keře schopny přežívat i vysoko nad HHL.

8. POUŽITÉ ZDROJE

8.1. Literatura

- ABLOVÁ, B. (1970): Die Wald und Baumgrenze im Gebirge Hrubý Jeseník (Hohes Gesenke), Tschechoslowakei. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 5, s. 1 – 42.
- ANFODILLO, T., DESLAURIERS, A., MENARDI, R., TEDOLDI, L., PETIT, G., ROSSI, S. (2012): Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem. *Journal of Experimental Botany* 63, s. 837 – 845.
- AULITZKY, H., (1967): Lage und Ausmass der warmen Hangzone in einen Quertal der Innenalp, *Ann. Met.* 3, s. 159 – 165.
- AUTIO, J., COLPAERT, A. (2005): The impacts of elevation, topography and snow load damage of trees on the position of the actual timberline on the fells in central Finnish Lapland. *Fennia* 183, s. 15 – 36.
- BARBER, V., JUDAY, G. P., FINNEY, B. (2000): Reduced growth of Alaska white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* 405, s. 668 – 672.
- BARRY, R. (2008): Mountain weather and climate. Cambridge, Cambridge University Press.
- BAŠTA, J. (2013): K historii Krkonošského národního parku. *Živa* 4, 5 s. [online]. [cit. 24. 2. 2019]. URL: <http://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/k-historii-krkonosskeho-narodniho-parku.pdf>
- BATTLORI, E., GUTIÉRREZ, E. (2008): Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* 96, s. 1275 – 1288.
- BAUER, Z. (2006): Fenologické tendence jihomoravského lesa na příkladu habrojilmové jaseniny Ulmi-Fraxineta Carpini za období 1961 – 2000, část II. Fenologie bylin a ptáků. *Meteorologické zprávy* 593, s. 113 – 117.
- BÍLÁ, K., KURAS, T., ŠIPOŠ, J., KINDLMANN, P. (2013): Lepidopteran species richness of alpine sites in the High Sudets Mts.: effect of area and insolation. *Journal of Insect Conversation* 17, s. 257 – 267.
- BÍNA, J., DEMEK, J. (2012): Krkonošské hřbety. Z nížin do hor – Geomorfologické celky České republiky, Průvodce, roč. 1. Středisko společných činností AV ČR, Praha, s. 150 – 153.
- BROCKMANN-JEROSCH (1919): Baumgrenze und klimacharakter, In: KÖRNER, CH. (2003): Alpine plant life. *Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystem*, Springer, 344 s.
- BROLL, G., KEPLIN, B. (2005): Mountain ecosystems – studies in treeline ecology, Springer, Berlin Heidelberg 1.
- BÜNTGEN, U., FRANK, D. C., KACZKA, R. J., VERSTEGE, A., ZWIJACZ-KOZICA, T., ESPER, J. (2007): Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains, Poland and Slovakia. *Tree Physiology* 27, s. 689 – 702.
- CAIRNS, D. M., MOEN, J. (2004): Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology* 92, s. 1019 – 1024.

- DOBÍHAL, M. (2018): Ústup budního hospodářství a dynamika sukcese lesa v Krkonoších. Diplomová práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 175 s. Vedoucí práce doc. Mgr. Václav Tremel, Ph.D.
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T., GRABHERR, G. (2003): Patterns of Shrub Invasion into High Mountain Grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35, 434 – 441.
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T., KÖCK, R., HOCHBICHLER, E., ENGLISCH, T., SAUBERER, N., GRABHERR, G. (2005): Interaction among tree – line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. *Journal of Ecology* 93, s. 948 – 957.
- ELLENBERG, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Eugen Ulmer, Stuttgart, 943 s.
- ENGEL, Z. (1997): Současný stav poznatků o pleistocenním zalednění české části Krkonoš. *Geografie – sborník ČGS* 102, s. 288 – 302.
- ENGEL, Z., NÝVLT, D., KRÍŽEK, M., TREML, V., JANKOVSKÁ, V., LISÁ, L. (2009): Sedimentary evidence of landscape and climate history since the end of MIS 3 in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. *Quaternary Science Reviews*, Elsevier 29, s. 913 – 927.
- FLOUSEK, J. (2010): Plán péče o Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo 2010 – 2020, část B. Správa KRNAP, Vrchlabí.
- GÄRTNER, H., SCHWEINGRUBER, F. H. (2013): microscopic Preparation Techniques for Plant Stem Analysis. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, 78 s.
- GŁOWICKI, B. (1997): Wieloletnia seria pomiarów temperatury powietrza na Śnieżce, In: Sarosiek, J., Štursa, J., Geoekologiczne problemy Karkonoszy 1, Poznań: Acarus, s. 117 – 124.
- GÖTMARK, F., GÖTMARK, E., JENSEN, A. M. (2016): Why be a Shrub? A Basic Model and Hypotheses for the Adaptive Values of a Common Growth Form. *Frontiers in Plant Science* 7, s. 1095.
- GRACE, J., ALLEN, S.J., WILSON, C. (1989): Climate and the meristem temperatures of plant communities near the tree line. *Oecologia* 79, 198 – 204.
- GRACE, J., BERNINGER, F., NAGY, L. (2002): Impacts of Climate Change on the Tree Line. *Oxford Journals. Life Science, Annals of Botany*, 90/ 4, s. 537 – 544.
- GRIČAR, J., ŽUPANIČ, M., ČUFAR, K., OVEN, P. (2007): Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally deated and cooled stem portions of norway spruce. *Wood Science Technology* 41, s. 463 – 475.
- GRIČAR, J., ČUFAR, K. (2008): Seasonal Dynamics of Phloem and Xylem Formation in Silver fir and Norway spruce as Affected by Drought. *Russian Journal of Plant Physiology* 55, s. 538 – 544.
- GRUBBER, A., BAUMGARTNER, D., ZIMMERMANN, J., OBERHUBER, W. (2008): Temporal dynamics of wood formation in *Pinus Cembra* along the alpine treeline ecotone and the effect of climate variables. *Trees* 23, s. 623 – 635.

- GRYC, V., VAVRČÍK, H., VICHROVÁ, G. (2011): Monitoring of xylem formation in Norway Spruce in the Czech Republic. *Wood Research* 56, s. 467 – 478.
- GRYC, V., HACURA, J., VAVRČÍK, H., URBAN, J., GEBAUER, R. (2012): Monitoring of xylem formation in *Picea Abies* under drought stress influence. *Dendrobiology* 67, s. 15 – 24.
- HÁJKOVÁ, L., KOŽNAROVÁ, V., SULOVSKÁ, S., RICHTEROVÁ, D. (2012A): The temporal and spatial variability of phenological phases on Norway Spruce (*Picea Abies* (L.) Karsten) in the Czech Republic. *Folia Oecologica* 39, s. 10 – 20.
- HÁJKOVÁ, L., VOŽENÍLEK, V., TOLASZ, R., KOHOUT, M., MOŽNÝ, M., NEKOVÁŘ, J., NOVÁK, M., RITSCHLÄNGER, J. D., RICHTEROVÁ, D., STRÍŽ, M., VONDRÁKOVÁ, A., VÁVRA, A. (2012B): Atlas fenologických poměrů Česka. ČHMÚ a Univerzita Palackého v Olomouci, 311 s.
- HARSCH, M. A., HULME, P. E., MCGLONE, M. S., DUNCAN, R. (2009): Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Eccology Letters* 12, s. 1040 – 1049.
- HARSCH, M. A., BADER, M. Y. (2011): Treeline form – a potencial key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography* 20, s. 582 – 596.
- HEJDA, T. (2016): Vývoj krajinného pokryvu a klimatická charakteristika Úpského rašeliniště. Bakalářská práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 67 s. Vedoucí práce Mgr. Václav Treml, Ph.D.
- HERRICH, G. T., FRIEDLAND, A. J. (1991): Winter decission and injury of subalpine red spruce. *Tree Physiology* 8, s. 23 – 36.
- HILLER, B., MÜTERHIES, A. (2005): HUMUS FORMS AND REFORESTRATION OF AN ABANDONED PASTURE AT THE ALPINE TIMBERLINE (UPPER ENGADINE, CENTRAL ALPS, SCHWITZELAND), In: Broll, G., Keplin, B.(2005): Mountain Ecosystems. Studies in Treeline Ecology. Springer, Berlin Heidelberg, s. 203 – 218.
- HOCH, G., KÖRNER, CH. (2012): Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography* 21, s. 861 – 871.
- HOLTMEIER, F. K. (1965): Die Waldgrenze im Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung. Diss. Thesis, Math. Nat. Fakultät, Rheinische Friedrich Wilhelms Univ. Bonn, s. 1 – 163.
- HOLTMEIER, F. K. (2003): Mountain timberlines. Ecology, patchiness and dynamics . Kluwer academic publishers, Dordrecht, 367 s.
- HOLTMEIER, F. K. (2009): Mountain timberlines. Ecology , Patchiness and Dynamics. Advances in global change research 36, 437 s.
- HOLTMEIER, F. K., BROLL, G. (2017): Treelines-Approaches at Different Scales. *Sustainability* 9, s. 1 – 19.
- HOŠEK, J. A KOL. (2007): Vliv výsadeb borovice kleče (*Pinus mugo*) na biotopovou a druhovou diverzitu arкто-alpínské tundry ve Východních Sudetech (CHKO Jeseníky, NPR Králický Sněžník). Návrh managementu těchto porostů. VaV, MŽP, 203 s.

- HUNČÁROVÁ, E., PARZÓCH, K. (2007): Hydrologie, In: Krkonoše – příroda, historie, život. Baset, s. 157 – 165.
- IRL, S. D. H., ANTHELME, F., HARTER, D. E. V., JENTSCH, A., LOTTER, E., STEINBAUER, M. J., BEIERKUHNLEIN, C. (2015): Patterns of island treeline elevation – a global perspective, In: TREML, V. (2016): Variabilita růstu a změn pokryvnosti dřevin na horní hranici lesa. Habilitační práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 75 s.
- JANKOVSKÁ, V. (2004): Krkonoše v době poledové – vegetace a krajina. Opera Corcontica 41, Správa KRNAP, Vrchlabí, s. 111 – 123.
- JANKOVSKÁ, V. (2007): Giant Mountains and pollenanalytical research: New results and interesting paleobotanical findings. Opera Corcontica 44, Správa KRNAP, Vrchlabí, s. 227 – 242.
- JENÍK, J. (1958): Geobotanická studie lavinového pole v Modrém dole v Krkonoších. Acta Universita Carolinae 5, s. 47 – 91.
- JENÍK, J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Kralického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. ČSAV, Praha, 409 s.
- JENÍK, J., LOKVENC, T. (1962): Die alpine Waldgrenze im Krkonoše Gebirge. Rozpravy Československé akademie věd 72. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, 65 s.
- JUNGROVÁ, A. (2011): Historická dynamika alpínské hranice lesa ve východních Krkonoších. Diplomová práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 73 s. Vedoucí práce Mgr. Václav Tremel, Ph.D.
- KAŠPAR, J. (2013): Vliv nadmořské výšky na sezónní růst stromů v ekotonu horní hranice lesa. Diplomová práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 112 s. Vedoucí práce Mgr. Václav Tremel, Ph.D.
- KAŠPAR, J., TREML, V. (2016): Thermal characteristics of alpine treelines in Central Europe north of the Alps. Climate Research 68, s. 1 – 12.
- KAŠPAR, J., HOŠEK, J., TREML, V. (2017): How wind affects growth in treeline *Picea Abies*. Alpine Botany 127, s. 1 – 12.
- KOCIÁNOVÁ, M., A KOL. (1995): Vliv vysokohorského zalesňování na geobiocenózy arкто-alpínské tundry Krkonoš. Závěrečná zpráva grantu MŽP GA 1573/94. Správa KRNAP, Vrchlabí, 36 s.
- KOCIÁNOVÁ, M., SPUSTA, V. (2000): Vliv lavinové aktivity na horní hranici lesa. Opera Corcontica 37, Správa KRNAP, Vrchlabí, s. 473 – 480.
- KOCIÁNOVÁ, M. (2002): Otázka projevů chladných období postglaciálu v krkonošské tundře. Opera Corcontica 39, Správa KRNAP, Vrchlabí, s. 143 – 151.
- KOCIÁNOVÁ, M., KOŘÍZEK, V., SPUSTA, V., BRZEZIŃSKI, A. (2013): Laviny v Krkonoších. Správa KRNAP, Vrchlabí, 190 s.
- KÖRNER, CH. (1998): A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. Ecologia 115, s. 445 – 459.

- KÖRNER, CH. (1999): Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems 343. Berlin: Springer-Verlag, 350 s.
- KÖRNER, CH. (2003): Alpine plant life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystem, Springer, 344 s.
- KÖRNER, CH., PAULSEN, J. (2004): A World wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, s. 713 – 732.
- KÖRNER, CH. (2007): Climatic treelines: Conventions, Global patterns, Causes. *Erdkunde* 61, s. 316 – 324.
- KÖRNER, CH. (2012): Treelines will be understood once the functional difference between tree and shrub is. *Ambio* 41, s. 197 – 206.
- KÖRNER, CH., HILTBRUNNER, E. (2018): The 90 days to describe plant temperature. *Perspectives in Plant Ecology, Evolutions and Systematics* 30, s. 16 – 21.
- KŘÍŽEK, M., TREML, V., ENGEL, Z. (2007): Zákonitosti prostorového rozmístění periglaciálních tvarů v Krkonoších nad alpinskou hranicí lesa. *Opera Corcontica* 44, Správa KRNP, Vrchlabí, s. 67 – 79.
- KULLMAN, L. (2005): Wind conditioned 20th Century Decline of Birch Treeline Vegetation in the Swedish Scandes. *Arctic* 58, s. 286 – 294.
- KVĚTOŇ, V. (2001): Normály teploty vzduchu na území České republiky v období 1961–1990 a vybrané teplotní charakteristiky období 1961–2000. ČHMÚ, Praha, 1. vydání, 217 s.
- KWIATKOWSKI, J. (1982): Skutečné srážky v Krkonoších. *Opera Corcontica*, Správa KRNP, Vrchlabí, roč. 19, s. 45 – 64.
- LEVANCIĆ, T., GRIČAR, J., GOGAN, M., LOADER, N. J., MCCARROL, D., OVEN, P., ROBERTSON, I. (2009): The climate sensitivity of Norway spruce in the southeastern European Alps. *Trees* 23, s. 169 – 180.
- LI, X., ROSSI, S., LIANG, E., CAMARERO, J. J. (2016): Temperature thresholds for the onset of xylogenesis in alpine shrubs on the Tibetan Plateau. *Trees – Structure and Function* 30, s. 2091 – 2099.
- LI, X., LIANG, E., GRIČAR, J., ROSSI, S., ČUFAR, K., ELLISON, A. M. (2017): Critical minimum temperature limit xylogenesis and maintains treelines on the southeastern Tibetan Plateau. *Science Bulletin* 62, s. 804 – 812.
- LOKVENC, T. (2007): Budní hospodářství. Krkonoše – příroda, historie, život, Baset, Praha, s. 491 – 492.
- LUPI, C., MORIN, H., DESLAURIERS, A., ROSSI, S. (2011): Xylogenesis in black spruce: does soil temperature matter? *Tree Physiology* 32, s. 74 – 82.
- MAESTRE, F. T., CALLAWAY, R. M., VALLADARES, F., LORTIE, C. J. (2009): Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, s. 199 – 205.

- MARSCH, P., BARTLETT, P., MACKAY, M., POHL, S., LANTZ, T. C. (2010): Snowmelt energetics at a shrub tundra site in the Western Canadian Arctic. *Hydrol. Process.* 24, s. 3603 – 3620.
- METELKA, L., MRKVICA, Z., HALÁSKOVÁ, O. (2007): Podnebí v Krkonoších – příroda, historie, život. Baset, Praha, 864 s.
- MIGOŇ, P., PILOUS, V. (2007): Geomorfologie, In: Krkonoše, příroda, historie, život. Baset, s. 103 – 124.
- MINDÁŠ, J., LAPIN, M., ŠKVARENINA, J. (1996): Klimatické zmeny lesa Slovenska. In: Národný klimatický program Slovenskej republiky. Bratislava, MŽP SR, 98 s.
- MODLINGER, R., LIŠKA, J., KNÍŽEK, M. (2015): Hmyzí škůdci našich lesů. Praha, Ministerstvo zemědělství ve spolupráci s Výzkumným ústavem lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., 22 s.
- MORAVEC, J. A KOL. (2004): Fytocenologie. Academia, Praha, 403 s.
- MOSER, L., FONTI, P., BÜNTGEN, U., ESPER, J., LUTERBACHER, J., FRANZEN, J., FRANK, D. (2009): Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. *Tree Physiology* 30, s. 225 – 233.
- MUSIL, I. (2003): Lesnická dendrologie 1, jehličnaté dřeviny. ČZU, Praha. 177 s.
- MYERS-SMITH, I. H., HIK, S. D. (2013): Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow-shrub interactions. *Ecology and Evolution* 11, s. 3683 – 3700.
- MYERS-SMITH, I. H., HALLINGER, M., BLOK, D., SASS-KLAASSEN, U., RAYBACK, S. A., WEIJERS, S., WILMKING, M. (2015): Methods for measuring arctic and alpine shrub growth: A review. *Earth-Science Reviews* 140, s. 1 – 13.
- PALLARDY, J., STEPHEN, G. (2008): Physiology of woody plants, In: KAŠPAR, J. (2013): Vliv nadmořské výšky na sezónní růst stromů v ekotonu horní hranice lesa. Diplomová práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 112 s. Vedoucí práce Mgr. Václav Trembl, Ph.D.
- PALLERIN, M., DELESTRADE, A., MATHIEAU, G., RIGAULT, O., YACCOZ, N. G. (2012): Spring tree phenology in the Alps: effects of air temperature Altitude and local topography. *European Journal of Forest Research* 131, s. 1957 – 1965.
- PAULSEN, J., WEBER, V. M., KÖRNER, CH. (2000): The Growth near Treeline: Abrupt or Gradual Reduction with Altitude? *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 32, s. 14 – 20.
- PAULSEN, M., KÖRNER, CH. (2014): A climate based model to predict potential treeline position around the globe. *Alpine Botany*, 124, s. 1 – 12.
- PELLIZZARI, E., CAMARERO, J. J., GAZOL, A., GRANDA, E., SHETTI, R., WILMKING, M., MOISEEV, P., PIVIDORI, M., CARRER, M. (2017): Diverging shrub and tree growth from the Polar to the Mediterranean biomes across the European continent. *Global Change Biology* 23, s. 3169 – 3180.

- PIFFLOVÁ, L. A KOL. (1956): Příručka pro fenologické pozorovatele, Hydrometeorologický ústav ČSR, Praha, 152 s.
- PILOUS, V. (2001): Krkonoše skal a kamení. Správa KRNAP, Vrchlabí, 32 s.
- PITCAIRN, C. E. R., FOWLER, D., GRACE, J. (1995): Deposition of fixed atmospheric nitrogen and foliar nitrogen content of bryophytes and *Calluna vulgaris* (L) Hull. *Environmental Pollution* 88, s. 193 – 205.
- PLESNÍK, P. (1971): Horná hranica lesa: Vo Vysokých a Belanských Tatrách. Vydavateľstvo Slovenskej akademie vied, Bratislava, 240 s.
- PONOCNÁ, T., SPYT, B., KACZKA, R., BÜNTGEN, U., TREML, V. (2016): Growth trends and climate responses of Norway spruce along elevational gradients in East-Central Europe. *Trees-Structure and Function* 30, s. 1633 – 1646.
- POTOČKA, J., VANĚK, J. (2006): Krkonošská rašeliniště. Správa KRNAP, Vrchlabí, 32 s.
- QUITT, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. *Studia geographica* 16. Geografický ústav ČSAV, Praha, 82 s.
- ROSSI, S., ANFODILLO, T., MINARDI, R. (2006A): Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal* 27, s. 89 – 97.
- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., ANFODILLO, T. (2006B): Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: An example at the alpine timberline. *IAWA Journal* 27, s. 383 – 394.
- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., ANFODILLO, T., CARRARO, V. (2007): Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* 152, s. 1 – 12.
- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., ANFODILLO, T., CARRER, M. (2008): Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist* 177, s. 199 – 208.
- ROSSI, S., SIMRAD, S., GRILLE, B. K., RATHBERGER, C. B. K., DESLAURIERS, A., ZAN, C. D. (2009): Effects of 20 day-long dry period on cambial seedlings. *Trees* 23, s. 85 – 93.
- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., GRIČAR, J., SEO, J. W., RATHBERGER, C. B. K., ANFODILLO, T., MORIN, H., LEVANČIĆ, T., OVEN, P., JOLKONEN, R. (2012): Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global ecology and Biogeography* 17, s. 696 – 707.
- ROSSI, S., ANFODILLO, T., ČUFAR, K., CUNY, E. H., DESLAURIERS, A., FONTI, P., FRANK, D., GRUBER, A., HUANG, J. G., JYSKE, T., KAŠPAR, J., KING, G., KRAUSE, C., LIANG, E., MÄKINEN, H., MORIN, H., NÖJD, P., OBERHUBER, W., PRISLAN, P., RATHGEBER, C. B., SARACINO, A., SWIDRAK, I., TREML, V. (2016): Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 22, s. 3 804 – 3 813.
- SIMARD, S., GIOVANELLI, A., TREYDTE, K., TRAVERSI, M. L., KING, G. M., FRANK, D., FONTI, P. (2013): Intraannual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands. *Tree Physiology* 33, s. 913 – 923.
- SOLÁR, J., JANIGA, M. (2013): Long-term changes in Dwarf Pine (*Pinus mugo*) Cover in the High Tatra Mountains, Slovakia. *Mountain Research and Development* 33, s. 51 – 62.

- SOUKUPOVÁ, L., KOCIÁNOVÁ, M., JENÍK, J., SEKYRA, J. (1995): Arctic-Alpine tundra in the Krkonoše, the Sudets. *Opera Corcontica* 32, Správa KRNAP, Vrchlabí, s. 5 – 88.
- SPEER, J. H. (2010): *Fundamentals of tree-ring research*. The University of Arisona Press, Tuscon.
- SPUSTA, V., KOCIÁNOVÁ, M. (1998): Lavinový katastr české části Krkonoš v období 1961/2 – 1997/1998. *Opera Corcontica* 15, Správa KRNAP, Vrchlabí, 208 s.
- SPUSTA, V. SEN, SPUSTA, V. JUN., KOCIÁNOVÁ, M. (2003): Ukládání sněhu na závětrných svazích české strany Krkonoš (tundrová zóna). *Opera Corcontica*, Správa KRNAP, Vrchlabí, roč. 40, s. 87 – 104.
- STURM, M., MCFADDEN, J. P., LISTON, G. E., CHAPIN, F. S., RACINE, C. H., HOLMGREN, J. (2001): Snow-shrub interactions in arctic tundra: a hypothesis with climatic implications. *J. Clim* 14, s. 336 – 344.
- SULLIVAN, P., ELLISON, S., MCNOWN, R., BROWNEE, A., SVEINBJORNSSON, B. (2015): Evidence of soil nutrient availability as the proximate constraint of growth of treeline trees in northwest Alaska. *Ecology* 96, s. 716 – 727.
- SUSILUOTO, S., HILASVUORI, E., BERNINGEN, F. (2010): Testing the growth limitation hypothesis for subarctic Scots pine. *British Ecological Society, Journal of Ecology* 98, s. 1186 – 1195.
- ŠÝKORA, B. (1983): *Krkonošský národní park*, SZN Praha, 276 s.
- ŠEBESTA, J. (1978): Sněhová pole na české straně Krkonoš. *Opera Corcontica*, Správa KRNAP, Vrchlabí, roč. 15, s. 25 – 49.
- ŠELFENDR, M., TREML, V., MADĚRA, P., VOLAŘÍK, D. (2014): Effects of Prostrate Dwarf Pine on Norway Spruce Clonal Group in the Treeline Ecotone of the Hrubý Jeseník Mountains, Czech Republic. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 46, s. 430 – 440.
- ŠTURSA, J. (2009): *Voda v Krkonoších*. Správa KRNAP, Vrchlabí, 32 s.
- ŠTURSA, J. (2012): *Květena Krkonoš*. 2. vydání, Správa KRNAP, Vrchlabí, 32 s.
- ŠTURSA, J. (2013): *Krkonošská encyklopedie – krajina, příroda, lidé*. Správa KRNAP, Vrchlabí, 88 s.
- ŠTURSA, J., WILD, J. (2014): Kleč a smilka – klíčoví hráči vývoje aplínského bezlesí Krkonoš (Vysoké Sudety, Česká republika). *Opera Corcontica*, Správa KRNAP, Vrchlabí, roč. 51, s. 7 – 35.
- TRANQUILLINI, W. (1979): *Physiological Ecology of the Alpine Timberline. Tree Existence at High Altitudes with Special Reference to the Europeans Alps*. New York, Springer, Heidelberg, 131 s.
- TREML, V. (2000): Horní hranice lesa v Dlouhém dolu v Krkonoších, stav a dynamika. *Opera Corcontica* 37, Správa KRNAP, Vrchlabí, s. 524 – 531.
- TREML, V., BANAŠ, M. (2000): Alpine timberline in the High Sudeties. *Acta Universitatis Carolinae – Geographica* 35, s. 83 – 99.

- TREML, V. (2003): Vztah alpské hranice lesa a vybraných recentních geomorfologických procesů na příkladu Východních Krkonoš. *Opera Corcontica* 40, s. 209 – 233.
- TREML, V. (2004): Recent dynamic of the alpine timberline in the Giant Mountains, the High Sudets. In: Drbohlav, D., Kalvoda, J., Voženílek, V.: *Czech Geography at the Dawn of 21 century*. Czech Geographic Society and Palacky University in Olomouc, s. 151 – 161.
- TREML, V. (2007): Dynamika alpské hranice lesa ve Vysokých Sudetech. Diplomová práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 75 s. Vedoucí práce doc. RNDr. Zdeněk Lipský, CSc.
- TREML, V., BANAŠ, M. (2008): The effect of exposure on alpine treeline position: a case study from the High Sudetes, Czech Republic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40, s. 751 – 760.
- TREML, V., PONOCNÁ, T., BUNTGEN, U. (2012): Growth trends and temperature responses of treeline Norway spruce in the Czech-Polish Sudets Mountains. *Climate Research* 55, s. 91 – 103.
- TREML, V., MIGOŇ, P. (2015): Controlling factors limiting timberline position and shifts in the Sudets: A review. *Geographia Polonica* 88, s. 55 – 70.
- TREML, V., KAŠPAR, J., KUŽELOVÁ, H., GRÝC, V. (2015): Differences in intra-annual wood formation in *Picea abies* across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. *Trees* 29, s. 515 – 526.
- TREML, V., CHUMAN, T. (2015): Ecotonal dynamics of the altitudinal forest limit are affected by terrain and vegetation structure variables: an example from the Sudetes Mountains in Central Europe. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 47, s. 133 – 146.
- TREML, V. (2016A): Variabilita růstu a změn pokryvnosti dřevin na horní hranici lesa. Habilitační práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 75 s.
- TREML, V. (2016B): Vliv borovice kleče (*Pinus mugo*) na strukturní půdy české části Vysokých Sudet. *ResearchGate*, 13 s.
- TREML, V., HEJDA, T., KAŠPAR, J. (2019): Differences in growth between shrubs and trees: How does the stature of woody plants influence their ability to thrive in cold regions? *Agricultural and Forest Meteorology* 271, s. 54 – 63.
- ÚRADNÍČEK, L., MADĚRA, P. A KOL. (2001): *Dřeviny České republiky*. Matice lesnická, Písek, 334 s.
- VACEK, S. (2007): Zdravotní stav a dynamika lesních ekosystémů Krkonoš pod stresem vyvolaných znečištěním ovzduší. *Folia Forestalia Bohemica*, Kostelec nad Černými lesy, Lesnické práce s.r.o., roč. 6, 216 s.
- VACEK, S., PODRÁZSKÝ, V., MIKESKA, M., SCHWARZ, O., SIMON, J., BOČEK, M. (2006): *Lesy a ekosystémy nad horní hranicí lesa v národních parcích Krkonoš*. Lesnická práce, Praha, 112 s.
- VAGANOV, E. A., HUGHES, M. K., SHASHKIN, A. V. (2006): *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings*. Ecological Studies 183, Springer, Heildenberg, 354 s.
- VOTRUBOVÁ, O. (2010): *Anatomie rostlin*. Karolinum Praha, 192 s.

- VRBA, M. (1964): Sněhová akumulace v lavinové oblasti Modrého dolu v Krkonoších. Opera Corcontica 1, Správa KRNAP, Vrchlabí, s. 55 – 69.
- WALTHER, G. R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T. J. C., FROMENTIN, J. M., HOEGH-GULDBERG, O., BAILERIN, F. (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, s. 389 – 395.
- ZÁKRAVSKÁ, Š. (2013): Vliv orientace svahu na sezónní růst stromů v ekotonu horní hranice lesa. Diplomová práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha, 75 s. Vedoucí práce Mgr. Václav Treml, Ph.D.
- ZHAO, Y., JIA, W. Z., ZHANG, Y. S., LIU, Y. R., CHEN, J. H. (2015): Monitoring and change trends of phenological phase in the Qilian Mountains based on remote sensing. *J. Desert Res.* 35, s. 1388 – 1395.
- ZHAO, Y., LIU, X., LI, G., WANG, S., ZHAO, W., MA, J. (2018): Phenology of Five Shrub Communities along an Elevation Gradient in the Qilian Mountains, China. *Forests* 9, s. 2 – 13.
- ZIENTARSKI, J. (1993): Zmiana przebiegu górnej granicy lasu w Karkonoskim Parku Narodowym, In: Tomaszewski, J., Sarosiek, J., Szymański, J., Geoekologiczne problemy Karkonoszy: Materiały z sesji naukowej w Karpaczu 1991, Wrocław: Wydawnictwo Uniwersytetu Wrocławskiego, s. 329 – 333.

8.2. Ostatní, datové a mapové zdroje

ARCDATA PRAHA (2018): ArcČR 500, verze 3.2, digitální geografická databáze [online]. [cit. 20. 1. 2018]. URL: <http://www.arcdata.cz/produkty/geograficka-data/arccr-500>.

ČGS (2018): Geologická mapa České republiky 1 : 50 000, Prohlížeč služba WMS [online]. [cit. 15. 4. 2018].

URL: <http://mapy.geology.cz/arcgis/services/Geologie/geocr50/MapServer/WMSServer>

ČHMÚ (2019): Měsíční data z meteorologické stanice Pec pod Sněžkou 2017. [online]. [cit. 17. 3. 2019]. URL: <http://portal.chmi.cz/historicka-data/pocasi/mesicni-data#>

ČÚZK (2018): Základní mapa 1 : 10 000, Prohlížeč služba WMS [online]. [cit. 20. 11. 2018]. URL: http://geoportal.cuzk.cz/%28S%28acbsnewt2fga5t5r515yoxqv%29%29/Default.aspx?mode=TextMeta&side=wms.verejne&metadataID=CZ-CUZK-WMS-ZM10-P&metadataXSL=metadata.sluzba&head_tab=sekce-03-gp&menu=3115.

EMS Brno, Datalogger MicroLog T3, EMS Brno [online]. [cit. 14. 5. 2018].

URL: http://www.emsbrno.cz/r.axd/pdf_v_MicroLog_T3_u_pdf.jpg?ver=

EMS Brno, Datalogger Minikin, EMS Brno [online]. [cit. 14. 5. 2018].

URL: http://www.emsbrno.cz/r.axd/ems_v_Minikin_u_pdf.jpg?ver=

EMS Brno, Datalogger Minikin, EMS Brno [online]. [cit. 14. 5. 2018].

URL: http://www.emsbrno.cz/r.axd/pdf_v_MicroLog_SP3_userman_u_pdf.jpg?ver

INSPIRE (2018): Geoportál – větrné elektrárny, Prohlížeč služba WMS [online]. [cit. 15. 4. 2018]. URL:

http://geoportal.gov.cz/ArcGIS/services/CENIA/cenia_vetrne_elektrarny/MapServer/WMSServer?cenia_vetrne_elektrarn

Klimatická data ze stanice Szrenica a vektorová vrstva HHL v Krkonoších byla s ochotou poskytnuta školitelem předložené závěrečné práce doc. Mgr. Václavem Tremlem Ph. D.

Některá GIS data byla poskytnuta od Správy KRNAP, s laskavým svolením pí. Kalenské.

8.3. Použitý software

ESRI (2013): ArcMap 10.4

Microsoft (2010): Excel 2010

PAST 4

9. PŘÍLOHY

smrk 1																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
01.05.2017	2	6	7	7		0	0	0		0	0	0		0	0	0		45			2	
07.05.2017	3	6	7	8		0	0	0		0	0	0		0	0	0		48			3	
14.05.2017	4	6	5	5		0	0	1		0	0	0		0	0	0		47			3	
19.05.2017	5	6	6	6		1	1	1		0	0	0		0	0	0		53			3	
26.05.2017	6	6	6	7		1	1	1		0	0	0		0	0	0		67			3	
06.06.2017	7	11	11	13		4	4	3		0	0	0		0	0	0		62			4	
14.06.2017	8	8	8	8		4	3	5		1	1	1		0	0	0		60			4	
27.06.2017	9	10	6	9		8	10	11		7	7	9		0	0	0		63			4	
03.07.2017	10	11	10	11		6	5	5		6	7	7		6	4	4		61			3	
12.07.2017	11	14	11	8		5	6	6		6	7	8		15	18	18		62			3	
19.07.2017	12	7	6	5		5	4	5		8	10	8		13	11	9		53			3	
29.07.2017	13	6	7	6		4	3	3		4	4	5		19	16	15		60			4	
04.08.2017	14	7	7	6		3	3	3		8	9	7		22	19	21		70			4	
10.08.2017	15	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
26.08.2017	16	7	6	6		1	1	0		15	16	17		33	32	32		52			4	
05.09.2017	17	5	7	7		0	0	0		11	12	12		31	29	30		38			5	
15.09.2017	18	7	7	7		1	0	0		9	9	10		26	24	22		47			5	
28.09.2017	19	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
09.10.2017	20	6	6	7		0	0	0		0	0	0		34	35	36		39			4	
16.10.2017	21	7	6	6		0	0	0		0	0	0		37	37	36		37			4	
26.10.2017	22	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	

Příloha 1: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 1

smrk 2																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	7	7	8		0	0	0		0	0	0		0	0	0		107			3	
01.05.2017	2	8	8	8		0	0	0		0	0	0		0	0	0		98			4	
07.05.2017	3	9	8	9		0	0	0		0	0	0		0	0	0		86			4	
14.05.2017	4	5	6	8		1	0	0		0	0	0		0	0	0		96			3	
19.05.2017	5	8	9	7		1	1	0		0	0	0		0	0	0		72			4	
26.05.2017	6	9	10	9		1	1	1		0	0	0		0	0	0		96			3	
06.06.2017	7	NA	NA	NA		8	9	8		0	0	0		0	0	0		100			3	
14.06.2017	8	13	13	11		13	11	13		7	8	7		0	0	0		110			4	
27.06.2017	9	10	10	10		11	13	12		6	7	7		3	5	3		101			4	
03.07.2017	10	13	10	10		16	16	15		10	11	9		4	4	5		71			3	
12.07.2017	11	10	12	10		5	6	6		8	8	9		22	21	20		87			3	
19.07.2017	12	10	12	13		4	4	5		10	11	11		30	30	33		78			4	
29.07.2017	13	7	9	8		3	4	4		6	5	5		39	37	40		72			3	
04.08.2017	14	12	13	13		3	4	4		21	23	22		44	38	43		95			4	
10.08.2017	15	8	7	8		1	1	1		7	9	8		45	39	38		75			4	
26.08.2017	16	7	5	8		2	1	1		14	15	13		53	56	55		90			5	
05.09.2017	17	6	6	7		0	0	0		12	10	11		50	51	50		70			3	
15.09.2017	18	7	6	6		1	0	1		12	12	12		67	69	63		106			3	
28.09.2017	19	5	6	7		1	1	1		10	11	10		41	40	40		75			4	
09.10.2017	20	8	7	7		0	0	0		0	1	1		64	62	64		74			4	
16.10.2017	21	7	7	7		0	0	0		1	0	0		62	66	65		78			3	
26.10.2017	22	5	4	5		0	0	0		0	0	0		69	70	70		95			4	

Příloha 2: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 2

smrk 3																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	6	5	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		38			4	
01.05.2017	2	6	6	6		0	0	0		0	0	0		0	0	0		51			4	
07.05.2017	3	6	6	6		0	0	0		0	0	0		0	0	0		43			4	
14.05.2017	4	5	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		46			2	
19.05.2017	5	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
26.05.2017	6	5	7	8		2	1	0		0	0	0		0	0	0		44			4	
06.06.2017	7	10	7	11		5	6	4		0	0	0		0	0	0		41			4	
14.06.2017	8	12	9	10		7	7	8		1	0	0		0	0	0		42			4	
27.06.2017	9	8	7	7		5	3	3		6	7	8		1	1	0		45			4	
03.07.2017	10	8	8	9		8	8	7		5	5	5		1	1	1		40			4	
12.07.2017	11	7	8	9		5	5	7		8	7	5		8	9	6		49			4	
19.07.2017	12	7	8	6		2	2	3		5	5	4		8	8	8		43			3	
29.07.2017	13	7	8	8		3	3	3		6	7	6		10	12	10		39			4	
04.08.2017	14	4	5	4		1	1	1		9	8	9		13	13	14		40			4	
10.08.2017	15	4	5	4		1	1	1		10	10	10		16	21	20		44			3	
26.08.2017	16	7	7	5		1	2	1		6	6	7		24	22	20		52			5	
05.09.2017	17	5	4	4		0	0	0		9	9	8		19	21	19		36			4	
15.09.2017	18	4	5	5		0	0	0		1	1	1		25	23	22		38			3	
28.09.2017	19	4	5	4		0	0	0		0	0	0		33	31	32		41			4	
09.10.2017	20	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
16.10.2017	21	6	6	5		0	0	0		0	0	0		29	28	29		32			4	
26.10.2017	22	5	6	7		0	0	0		0	0	0		32	31	32		35			3	

Příloha 3: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 3

smrk 4																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	4	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		14			4	
01.05.2017	2	4	3	3		0	0	0		0	0	0		0	0	0		11			5	
07.05.2017	3	6	6	7		0	0	0		0	0	0		0	0	0		52			4	
14.05.2017	4	6	6	7		0	0	0		0	0	0		0	0	0		29			4	
19.05.2017	5	6	7	7		1	1	1		0	0	0		0	0	0		26			3	
26.05.2017	6	6	6	6		1	1	1		0	0	0		0	0	0		20			3	
06.06.2017	7	6	7	7		2	2	2		0	0	0		0	0	0		14			4	
14.06.2017	8	5	5	5		1	1	1		0	0	0		0	0	0		13			4	
27.06.2017	9	8	6	7		5	6	5		5	7	7		1	0	0		15			4	
03.07.2017	10	7	7	7	2	5	5	5	2	4	4	5	4	1	1	1	4	12			4	
12.07.2017	11	8	8	8	2	4	4	4	3	3	4	3	3	1	0	1	3	9			3	
19.07.2017	12	7	5	7		2	3	2		7	8	7		7	5	7		22			4	
29.07.2017	13	3	3	4		4	3	4		5	5	6		10	10	9		19			2	bubbles
04.08.2017	14	5	5	5		1	1	0		11	12	10		11	11	9		17			4	
10.08.2017	15	4	4	4		1	1	1		10	10	10		14	15	16		19			3	
26.08.2017	16	5	5	4		1	1	0		6	7	6		13	15	14		18			3	
05.09.2017	17	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
15.09.2017	18	7	7	7		0	0	0		6	6	6		38	38	39		43			3	
28.09.2017	19	8	7	7		0	0	0		4	5	5		37	39	40		42			4	
09.10.2017	20	7	7	8		0	0	0		1	0	0		46	47	45		41			4	
16.10.2017	21	5	6	6		0	0	0		1	1	0		48	49	50		37			3	
26.10.2017	22	5	5	6		0	0	0		0	0	0		47	51	46		39			5	

Příloha 4: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 4

smrk 5																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	7	7	7		0	0	0		0	0	0		0	0	0		70			4	
01.05.2017	2	7	7	7		0	0	0		0	0	0		0	0	0		74			3	
07.05.2017	3	8	8	7		0	0	0		0	0	0		0	0	0		68			4	
14.05.2017	4	6	6	7		1	1	1		0	0	0		0	0	0		70			3	
19.05.2017	5	4	6	6		1	0	0		0	0	0		0	0	0		27			3	sikmy rez
26.05.2017	6	7	8	8		2	1	1		0	0	0		0	0	0		66			3	
06.06.2017	7	9	9	10	3	5	6	6	4	1	0	1	4	0	0	0	4	62			4	
14.06.2017	8	14	14	18		9	8	8		4	5	6		0	0	1		68			4	
27.06.2017	9	8	7	8	3	8	8	9	4	9	9	10	4	6	6	6	4	75			4	
03.07.2017	10	7	8	8		5	4	5		4	5	5		8	8	12		61			4	
12.07.2017	11	8	9	8		3	4	2		8	11	8		8	12	11		69			4	
19.07.2017	12	7	7	7		6	5	5		7	8	10		14	16	13		68			4	
29.07.2017	13	6	5	6		3	4	4		4	5	5		22	22	22		68			3	bubbles
04.08.2017	14	6	7	6		2	2	2		14	15	12		41	42	42		75			4	
10.08.2017	15	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
26.08.2017	16	7	7	8		1	1	1		10	14	13		49	52	50		80			4	
05.09.2017	17	8	8	9		0	1	0		19	22	20		52	53	50		63			4	
15.09.2017	18	6	8	6		0	0	0		13	11	12		64	66	65		77			4	
28.09.2017	19	7	8	8		1	1	0		8	9	8		73	81	75		73			4	
09.10.2017	20	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
16.10.2017	21	8	8	8		0	0	0		0	0	0		84	78	84		69			3	
26.10.2017	22	8	8	9		0	0	0		0	0	0		78	66	70		58			4	

Příloha 5: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 5

smrk 6																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	5	6	7		0	0	0		0	0	0		0	0	0		45			4	
01.05.2017	2	6	5	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		49			4	
07.05.2017	3	6	6	6		0	0	0		0	0	0		0	0	0		49			3	
14.05.2017	4	5	5	4		1	1	0		0	0	0		0	0	0		63			4	
19.05.2017	5	6	6	6		1	1	0		0	0	0		0	0	0		19			4	
26.05.2017	6	8	8	8		1	1	1		0	0	0		0	0	0		49			3	
06.06.2017	7	9	10	10	4	4	3	3	4	0	0	0	4	0	0	0	4	49			3	
14.06.2017	8	12	14	11		8	9	9		5	7	6		0	0	0		39			4	
27.06.2017	9	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
03.07.2017	10	6	7	8		4	5	6		10	9	11		3	2	3		42			3	
12.07.2017	11	8	8	12		9	5	6		11	9	7		9	9	9		45			3	
19.07.2017	12	8	8	8		3	3	3		8	9	9		7	8	9		52			5	
29.07.2017	13	9	11	9		3	2	3		7	3	4		21	17	20		50			3	
04.08.2017	14	6	7	6	2	1	2	1	3	18	17	22	3	27	25	24	3	63			3	
10.08.2017	15	6	7	6		2	3	3		28	25	26		40	35	35		65			4	
26.08.2017	16	8	8	7		2	3	2		21	24	23		38	44	45		65			3	
05.09.2017	17	7	8	8	4	1	0	0	4	20	21	24	3	59	60	60	3	90			3	
15.09.2017	18	4	5	5		1	0	0		12	11	12		67	64	65		90			4	
28.09.2017	19	8	7	6		0	0	0		12	12	13		72	72	73		79			4	
09.10.2017	20	5	6	7		0	0	0		1	1	1		83	85	85		83			4	
16.10.2017	21	6	6	6		0	0	0		1	0	0		75	72	73		69			3	
26.10.2017	22	6	7	6		0	0	0		0	0	0		77	76	76		67			3	

Příloha 6: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – smrk 6

kleč 1																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	3	4	3		0	0	0		0	0	0		0	0	0		4			3	
01.05.2017	2	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	pod sněhem
07.05.2017	3	3	3	3		0	0	0		0	0	0		0	0	0		6			3	
14.05.2017	4	3	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		6			4	
19.05.2017	5	3	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		7			3	
26.05.2017	6	3	3	4		1	1	1		0	0	0		0	0	0		8			4	
06.06.2017	7	4	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		9			3	
14.06.2017	8	5	5	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		9			4	
27.06.2017	9	5	6	5		2	2	3		2	1	2		0	0	0		6			3	
03.07.2017	10	7	6	7	3	3	3	3	3	7	7	5	4	3	2	2	4	17			4	
12.07.2017	11	4	5	5		2	2	2		4	4	4		3	3	4		14			4	
19.07.2017	12	5	5	5		1	2	3		4	4	4		2	2	2		8			3	
29.07.2017	13	3	3	3		1	1	1		3	3	3		2	1	2		7			4	
04.08.2017	14	3	3	3		1	1	1		3	3	2		3	3	3		7			5	
10.08.2017	15	4	4	4		1	1	1		3	3	3		3	3	3		7			4	
26.08.2017	16	4	4	4		0	0	0		1	1	2		7	7	6		6			4	
05.09.2017	17	4	5	6		0	0	0		0	0	0		13	14	13		15			4	
15.09.2017	18	4	5	5		0	0	0		2	1	1		21	18	19		12			4	
28.09.2017	19	5	3	3		0	0	0		0	0	0		8	9	10		9			5	
09.10.2017	20	3	3	3	2	0	0	0	4	0	0	0	4	5	5	5	4	6			4	
16.10.2017	21	4	3	3		0	0	0		0	0	1		8	8	8		8			5	
26.10.2017	22	4	3	4		0	0	0		0	0	0		5	5	6		5			4	

Příloha 7: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 1

kleč 2																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	4	4	3		0	0	0		0	0	0		0	0	0		9			4	pod sněhem
01.05.2017	2	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
07.05.2017	3	6	6	6		0	0	0		0	0	0		0	0	0		10			3	
14.05.2017	4	4	5	4		0	0	1		0	0	0		0	0	0		9			4	
19.05.2017	5	5	5	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		7			3	
26.05.2017	6	3	3	3		1	0	0		0	0	0		0	0	0		7			3	
06.06.2017	7	4	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		11			3	
14.06.2017	8	5	5	5		2	2	3		0	0	0		0	0	0		9			3	
27.06.2017	9	4	5	5	2	3	3	4	3	1	1	1	3	0	0	0	3	10			3	
03.07.2017	10	7	7	7		3	3	3		3	3	4		0	0	0		12			3	
12.07.2017	11	5	5	6		2	2	2		2	2	2		2	3	3		9			4	
19.07.2017	12	3	4	4		1	1	1		2	2	2		5	6	7		13			3	
29.07.2017	13	3	3	3		1	1	1		2	2	2		1	1	1		8			4	
04.08.2017	14	4	4	3		2	1	2		4	5	5		8	8	8		9			3	
10.08.2017	15	3	3	3		1	1	1		3	3	3		10	10	10		9			3	
26.08.2017	16	5	4	3		0	1	0		1	2	2		7	7	6		10			5	
05.09.2017	17	4	4	5		0	0	0		2	2	3		6	6	6		10			3	
15.09.2017	18	3	3	4		0	0	0		1	2	2		21	20	17		8			3	
28.09.2017	19	3	3	3		0	0	0		1	1	0		13	13	13		11			4	
09.10.2017	20	3	3	3		0	0	0		0	0	0		7	7	7		11			5	
16.10.2017	21	4	4	4		0	0	0		0	0	0		8	8	8		12			3	
26.10.2017	22	3	3	3		0	0	0		0	0	0		6	6	6		10			3	

Příloha 8: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 2

kleč 3																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	5	5	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		9			4	
01.05.2017	2	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	pod sněhem
07.05.2017	3	4	4	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		6			3	
14.05.2017	4	4	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		10			4	
19.05.2017	5	4	5	6		1	0	1		0	0	0		0	0	0		15			4	
26.05.2017	6	5	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		6			4	
06.06.2017	7	3	4	4		1	0	0		0	0	0		0	0	0		8			4	
14.06.2017	8	4	4	4	3	0	0	0		0	0	0		0	0	0		6			4	
27.06.2017	9	4	4	4		3	3	3		0	0	0		0	0	0		7			4	
03.07.2017	10	7	7	7	2	3	4	4	3	3	3	4	3	1	1	1	3	13			3	
12.07.2017	11	NA	NA	NA		NA	NA	NA		2	2	2	3	5	5	5	3	8			3	
19.07.2017	12	5	6	5		1	2	1		4	4	5		4	4	3		16			3	
29.07.2017	13	NA	NA	NA		NA	NA	NA		2	2	2	4	4	4	4	4	22			4	
04.08.2017	14	3	3	3		1	1	0		2	2	2		2	2	2		4			3	
10.08.2017	15	3	3	3		1	1	1		2	2	2		3	3	3		7			4	
26.08.2017	16	3	3	3		0	0	0		0	0	0		5	5	5		5			4	
05.09.2017	17	4	4	5		0	0	0		2	2	2		6	8	8		12			3	
15.09.2017	18	3	4	4		0	0	0		0	0	0		3	4	3		4			4	
28.09.2017	19	3	3	3		0	0	0		3	3	1		3	3	3		3			4	
09.10.2017	20	4	4	4		0	0	0		0	0	0		5	5	6		4			4	
16.10.2017	21	3	3	3		0	0	0		0	0	0		6	6	6		8			4	
26.10.2017	22	3	3	3		0	0	0		0	0	0		11	10	10		16			3	

Příloha 9: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 3

kleč 4																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	3	3	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		14			4	
01.05.2017	2	5	5	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		17			4	
07.05.2017	3	5	4	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		15			3	sikmy rez
14.05.2017	4	5	4	4		1	1	0		0	0	0		0	0	0		15			4	
19.05.2017	5	5	4	3		0	1	1		0	0	0		0	0	0		17			5	
26.05.2017	6	5	5	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		15			4	
06.06.2017	7	5	5	6		0	0	0		0	0	0		0	0	0		16			3	
14.06.2017	8	5	5	6		1	2	2		0	0	0		0	0	0		14			4	
27.06.2017	9	5	5	5		2	2	3		1	1	2		0	0	0		15			4	
03.07.2017	10	6	7	7		3	3	3		4	3	3		2	2	2		16			4	
12.07.2017	11	3	3	4		1	1	2		2	2	3		4	3	4		16			4	
19.07.2017	12	5	5	5		2	1	1		3	3	3		3	3	3		16			4	
29.07.2017	13	5	5	4		2	2	2		2	2	2		6	7	8		15			4	
04.08.2017	14	3	4	3		1	1	1		2	2	2		6	6	6		12			4	
10.08.2017	15	3	3	3		1	1	1		2	3	3		10	11	12		29			4	
26.08.2017	16	3	3	3		1	1	1		1	1	1		9	10	9		19			3	
05.09.2017	17	5	5	6		0	0	0		2	2	2		9	11	9		24			4	
15.09.2017	18	5	4	4		0	0	0		0	0	0		5	5	8		16			4	
28.09.2017	19	3	3	3		0	0	0		0	0	0		7	7	7		14			3	
09.10.2017	20	4	3	3		0	0	0		0	0	0		13	12	11		22			4	
16.10.2017	21	5	5	4		0	0	0		0	0	0		8	8	8		18			5	
26.10.2017	22	4	4	4		0	0	0		0	0	0		8	9	9		14			4	

Příloha 10: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 4

kleč 5																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	3	3	3		0	0	0		0	0	0		0	0	0		12			2	sikmy rez
01.05.2017	2	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	pod sněhem
07.05.2017	3	5	4	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		13			4	
14.05.2017	4	5	5	6		0	0	0		0	0	0		0	0	0		11			4	
19.05.2017	5	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	
26.05.2017	6	7	4	5		0	1	1		0	0	0		0	0	0		26			4	
06.06.2017	7	6	6	5		2	2	3		0	0	0		0	0	0		14			3	
14.06.2017	8	5	5	6		4	4	3		0	0	0		0	0	0		12			3	
27.06.2017	9	5	6	5		3	3	3		4	4	4		0	0	0		16			4	
03.07.2017	10	7	7	7	2	4	4	5	2	3	4	5	4	2	2	2	4	14			4	
12.07.2017	11	4	3	4		1	1	1		3	3	4		5	5	4		19			4	
19.07.2017	12	6	7	7		2	3	2		4	4	5		4	4	4		14			4	
29.07.2017	13	4	4	4		1	2	1		4	5	4		20	18	19		22			3	
04.08.2017	14	3	3	4		0	0	0		4	4	4		9	7	6		14			4	
10.08.2017	15	3	4	3		1	1	1		2	2	2		7	6	6		12			4	
26.08.2017	16	3	3	3		0	0	0		2	2	2		10	10	10		17			4	
05.09.2017	17	5	5	4		0	0	0		1	0	0		11	11	10		24			4	
15.09.2017	18	4	5	4	4	0	0	0	4	0	0	0	4	19	20	19	4	16			3	
28.09.2017	19	3	3	3		0	0	0		0	0	0		16	15	15		12			4	
09.10.2017	20	5	3	3		0	0	0		0	0	0		18	21	19		26			4	
16.10.2017	21	3	4	3		0	0	0		0	0	0		8	8	9		13			4	
26.10.2017	22	4	4	5		0	0	0		0	0	0		8	9	7		17			4	

Příloha 11: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 5

kleč 6																						
Date	Sample	C1	C2	C3	CQ	E1	E2	E3	EQ	W1	W2	W3	WQ	M1	M2	M3	MQ	P1	P2	P3	PQ	Remark
14.04.2017	1	4	3	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		16			5	
01.05.2017	2	NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	pod sněhem
07.05.2017	3	4	4	4		0	0	0		0	0	0		0	0	0		13			4	
14.05.2017	4	4	5	5		0	0	0		0	0	0		0	0	0		11			3	
19.05.2017	5	NA	NA	NA		NA	NA	NA		0	0	0	3	0	0	0	3	NA	NA	NA	NA	
26.05.2017	6	6	4	6		2	1	1		0	0	0		0	0	0		17			4	
06.06.2017	7	6	6	7		0	1	1		0	0	0		0	0	0		18			5	
14.06.2017	8	4	5	6		2	2	2		0	0	0		0	0	0		8			3	
27.06.2017	9	4	5	5		3	4	4		4	4	4		0	0	0		10			4	
03.07.2017	10	6	6	6		3	2	2		4	4	4		0	0	0		18			4	
12.07.2017	11	5	5	5		4	4	5		4	4	3		4	3	4		14			4	
19.07.2017	12	5	5	5		2	2	2		3	4	3		5	5	4		10			3	
29.07.2017	13	4	4	5		2	3	3		3	4	5		9	7	8		17			4	
04.08.2017	14	3	3	3		0	1	0		3	3	3		3	3	4		12			4	
10.08.2017	15	3	3	4		1	1	0		2	2	2		9	9	9		14			4	
26.08.2017	16	6	5	7		0	0	0		6	7	7		25	25	24		18			4	
05.09.2017	17	4	5	5		1	0	0		1	1	0		11	12	11		10			4	
15.09.2017	18	4	5	5		0	0	0		0	0	0		13	13	15		16			5	
28.09.2017	19	6	5	5		0	0	0		0	0	0		12	14	13		15			4	
09.10.2017	20	5	5	5		0	0	0		0	0	0		9	9	9		11			5	
16.10.2017	21	3	4	4		0	0	0		0	0	0		11	11	11		17			5	
26.10.2017	22	4	4	4		0	0	0		0	0	0		11	11	11		21			3	

Příloha 12: Počty buněk v jednotlivých fázích za sledované období 2017 – kleč 6

Vysvětlivky k příloze 1 – 12:

C1 – počet kambialních (cambial) buněk v radiálním souboru 1

C2 – počet kambialních (cambial) buněk v radiálním souboru 2

C3 – počet kambialních (cambial) buněk v radiálním souboru 3

CQ – kambialní (cambial) buňky, kvalita pozorování

E1 – počet zvětšujících se (enlarging) buněk v radiálním souboru 1

E2 – počet kambialních (enlarging) buněk v radiálním souboru 2

E3 – počet kambialních (enlarging) buněk v radiálním souboru 3

EQ – zvětšující se (enlarging) buňky, kvalita pozorování

W1 – počet lignifikujících tloustnoucích (wallthickening) buněk v radiálním souboru 1

W2 – počet lignifikujících tloustnoucích (wallthickening) buněk v radiálním souboru 2

W3 – počet lignifikujících tloustnoucích (wallthickening) buněk v radiálním souboru 3

WQ – lignifikující tloustnoucí (wallthickening) buňky, kvalita pozorování

M1 – počet dospělých (mature) buněk v radiálním souboru 1

M2 – počet dospělých (mature) buněk v radiálním souboru 2

M3 – počet dospělých (mature) buněk v radiálním souboru 3

MQ – dospělé (mature) buňky, kvalita pozorování

P1 – počet buněk předchozího letokruhu (rok před pozorováním) v radiálním souboru 1

P2 – počet buněk předchozího letokruhu (rok před pozorováním) v radiálním souboru 2

P3 – počet buněk předchozího letokruhu (rok před pozorováním) v radiálním souboru 3

PQ – buňky předchozího letokruhu, kvalita pozorování

0 – velmi špatná, počítání buněk je značně omezeno, odvozeno od ostatních vodítek

1 – špatná, počítání je založeno pouze na jednom kompletním radiálním souboru

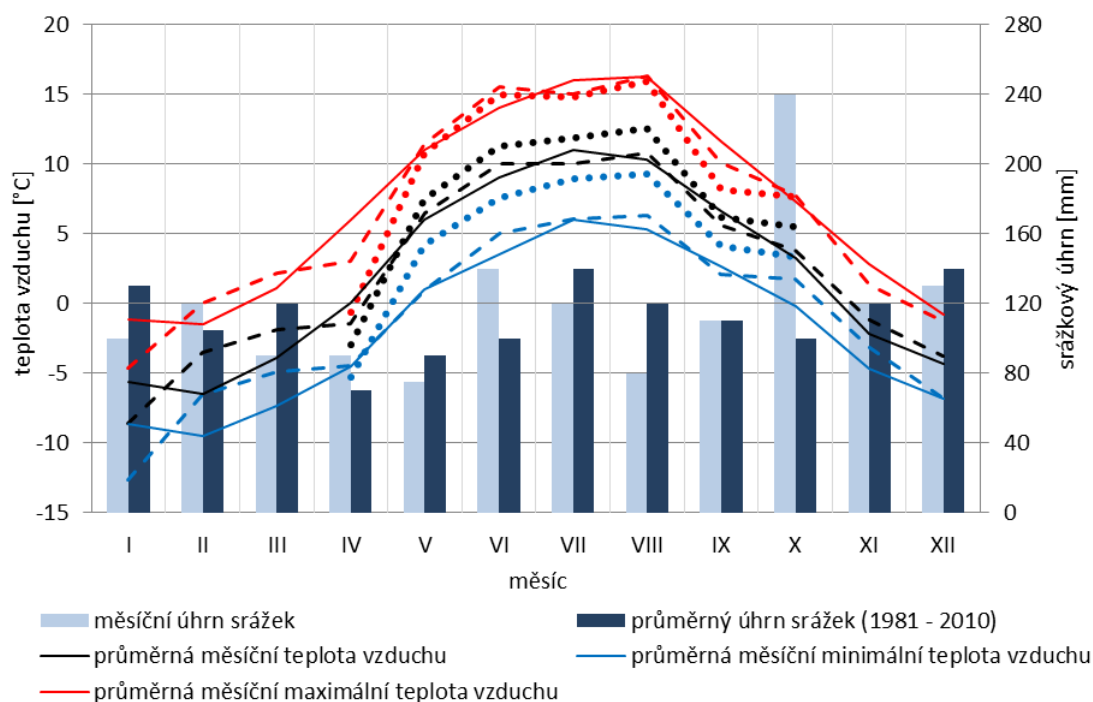
2 – slušná, počítání je založeno na několika kompetních sousedících radiálních souborech

3 – dobrá, počítání je založeno na několika kompletních radiálních souborech v různých oblastech vzorku, tvary nebo barvy jsou však rozmazané

4 – velmi dobrá, počítání je založeno na několika kompletních radiálních souborech v různých oblastech vzorku, tvary nebo barvy nejsou dokonale identifikovatelné

5 – výborná, perfektní anatomické soubory, vhodné pro ilustraci

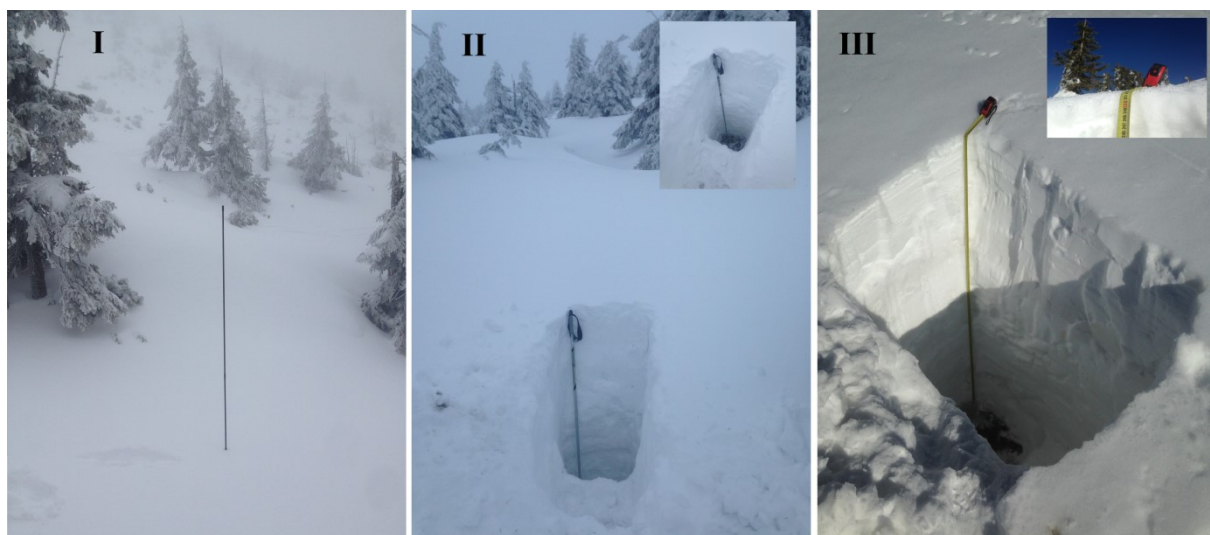
NA – nedostupné (not available) z důvodu poškození, deformace vzorku či přítomností sněhové pokrývky na lokalitě neumožňující odběr



Příloha 13: Teplotní charakteristiky meteorologické stanice Pec pod Sněžkou, přepočtené podle jednotlivých měsíčních teplotních gradientů (podle KVĚTONĚ 2001) na nadmořskou výšku zájmového území (čárkovaná čára) v roce 2017 a srovnání s dlouhodobým průměrem 1981 – 2010 (plná čára). Teplotní charakteristiky zájmové lokality – teplota vzduchu u smrku ve vegetačním období 2017 (tečkovaná čára) – data za měsíce IV a X jsou neúplná. Srážkové charakteristiky meteorologické stanice Pec pod Sněžkou, měsíční úhrn srážek v roce 2017 a srovnání s dlouhodobým průměrem 1981 – 2010 (ČHMÚ 2019, VLASTNÍ ZPRACOVÁNÍ)

Měření sněhu na zájmové lokalitě

Na lokalitě bylo v průběhu zimních období 2017 – 2019 provedeno měření mocnosti sněhové pokrývky a to jednou za sezónu. Měření probíhalo 10. 3. 2017 lavinovou sondou, 20. 1. 2018 a 16. 2. 2019 výkopem sněhového profilu, jak dokládá příloha 14. Měření roku 2017 probíhalo v 20 transektech, z nichž byla aritmetickým průměrem vypočtena mocnost sněhové pokrývky. V roce 2018 a 2019 byly vykopány 3 sněhové profily, z nichž se zjistila průměrná mocnost sněhové pokrývky aritmetickým průměrem. Průměrná výška sněhové pokrývky v den odběru činila 154 cm (2017), 165 cm (2018) a 252 cm (2019).



Příloha 14: Měření mocnosti sněhové pokrývky v roce 2017 (I), 2018 (II) a 2019 (III);
(FOTO: AUTOR)